

Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*)

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER HOHEN NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER

LUDWIG-MAXIMILIAN-UNIVERSITÄT

MÜNCHEN

VORGELEGT VON

HELGA FISCHER

AUS

SEEWIESEN BEI STARNBERG

FEBRUAR 1965

Tag der mündlichen Prüfung: 24. 2. 1965

1. Berichterstatter: Prof. DR. K. LORENZ

2. Berichterstatter: Prof. DR. H. J. AUTRUM



*Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen
und Erling/Andechs.*

Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*).

Von HELGA FISCHER¹⁾²⁾

Mit 43 Abbildungen

Eingegangen am 26. 10. 64

Inhalt: A. Einleitung. I. Fragestellung S. 247. II. Methode S. 249. 1. Analytisches Verfahren S. 249. 2. Haltung der Tiere S. 250. 3. Beobachtung S. 250. 4. Darstellung S. 250. — B. Ontogenese des Triumphgeschreis S. 251. I. Verhalten im Ei S. 251. 1. Beschreibung S. 251. 2. Vergleich S. 252. 3. Zusammenfassung und Folgerungen S. 252. II. Verhalten der Gössel im Dunenkleid S. 253. 1. Verhalten der Gössel gegenüber Eltern, Pfleger und Attrappen S. 253. 1a Beschreibung S. 253. 1b Vergleich S. 256. 1c Zusammenfassung und Folgerungen S. 257. 2. Verhalten von Kaspar-Hauser-Gösseln S. 258. 2a Beschreibung S. 258. 2b Vergleich S. 258. 2c Zusammenfassung und Folgerungen S. 259. 3. Verhalten der Gössel untereinander S. 260. 3a Beschreibung S. 260. 3b Vergleich S. 261. 3c Zusammenfassung und Folgerungen S. 262. III. Verhalten der Gössel während der Mauser ins Konturfieder S. 263. 1. Beschreibung S. 263. 2. Vergleich S. 266. 3. Zusammenfassung und Folgerungen S. 267. IV. Verhalten der Junggänse bis zur Paarbildung S. 268. 1. Beschreibung S. 268. 2. Vergleich S. 272. 3. Zusammenfassung und Folgerungen S. 274. V. Verhalten der Gänse während der Paarbildung S. 275. 1. Beschreibung S. 275. 2. Vergleich S. 282. 3. Zusammenfassung und Folgerungen S. 283. — C. Triumphgeschrei bei adulten Gänsen S. 284. I. Beschreibung S. 284. II. Vergleich S. 290. III. Zusammenfassung und Folgerungen S. 293. — D. Abschließende Folgerungen und Diskussion S. 294. I. Motivation des Triumphgeschreis S. 294. 1. Motivation des Schnatterns S. 294. 2. Motivation des Rollens S. 297. 3. Eigenmotivationen der verschiedenen Trg-Formen S. 298. II. Funktion des Triumphgeschreis S. 300. — Zusammenfassung S. 302. — Summary S. 303. — Literaturverzeichnis S. 303

A. EINLEITUNG

I. Fragestellung

HEINROTH (1910) hat die hier zu untersuchende Verhaltensweise als erster beschrieben und benannt: „Ein Gänsepaar mit Jungen oder ohne Junge kommt in die Nähe eines fremden Artgenossen, der Gansert rennt oder schwimmt mit vorgestrecktem Hals auf den fremden Vogel los, und dieser nimmt dann gewöhnlich Reißaus. Sofort kehrt sich der Angreifer um, eilt schleunigst zu seiner Gattin zurück, und nun stoßen beide ein lautes Triumphgeschrei aus: ein

¹⁾ Herrn Professor Dr. O. KOEHLER zum 75. Geburtstag gewidmet.

²⁾ Prof. K. LORENZ lehrte mich beobachten, führte mich in den Fragenkreis ein und ermöglichte mir die Ausführung der Arbeit. G. BRACHT und A. MANGOLD halfen bei Beobachtungen und Auswertung. H. KACHER und Dr. W. SCHLEIDT fertigten Photos, Zeichnungen und Tonspektrogramme an. Prof. H. AUTRUM, Prof. K. LORENZ, Dr. H. MITTELSTAEDT, Dr. M. SCHLEIDT und Dr. W. WICKLER leisteten wertvolle Kritik. Ich danke allen herzlich.

Schmettern, dem ein leiseres eigenartiges Schnattern — etwa durch ein nasales, fortlaufendes „gangganggang“ wiederzugeben — folgt. Die Tiere sehen dabei aus, als wollten sie jeden Augenblick übereinander herfallen und schreien sich ihre Rufe gewöhnlich direkt in die Ohren, immer den Hals dabei vorgestreckt und den Kopf nur wenig über den Erdboden haltend. In dieses Triumphgeschrei stimmen bereits die kleinen Dunenjungen mit ein, sie nehmen dabei schon ganz die Haltung der Alten ein.“

Dieser treffend geschilderte Vorgang stellte sich bei meiner zehnjährigen Untersuchung über die Soziologie der Graugänse als ein Sonderfall heraus: ähnliche Verhaltensweisen können in anderen Situationen auftreten; weiterhin gibt es Formen, die von dem von HEINROTH beschriebenen Verhalten abweichen, wie etwa das Nestgeschrei des brütenden Weibchens, die Begrüßung nach einer Trennung der Partner und das Gruppenrollen, das von einzelnen Gruppen in der Wanderschar geäußert wird. Alle diese Formen sollen hier unter dem Oberbegriff Triumphgeschrei (Trg) zusammengefaßt werden.

Es wurde im Verlaufe der Beobachtungen immer deutlicher, daß das Trg für das Gesellschaftsleben der Gänse von ausschlaggebender Bedeutung ist. Rangordnung und Familienbildung sind ohne Einsicht in Verursachung und Funktion des Trg nicht zu verstehen. Quantitative Untersuchungen des Angriffsverhaltens und der Lautäußerungen stoßen auf große Schwierigkeiten, weil Ursache und Wirkungen des Trg so vielfältig sind, daß sie auch diese Verhaltensweisen beeinflussen. Von einer näheren Untersuchung des Trg sind deshalb Aufschlüsse über die verhaltensphysiologischen Mechanismen zu erwarten, aus denen sich das Leben dieser Tiere aufbaut.

Alle Instinktbewegungen werden von zwei Faktoren bestimmt: 1. von Außenreizen, 2. von inneren Bereitschaften.

Diese inneren Bereitschaften, die unabhängig von den Außenreizen schwanken können, deren qualitative Beschaffenheit man aber an der Verknüpfung mit bestimmten Außenreizen erkennt, nennt TINBERGEN (1960) Motivationen und HEILIGENBERG (1963) Dränge. In dieser Arbeit wird der Ausdruck Motivation gebraucht. Der Begriff Trieb wird nur auf Verhaltenssysteme angewandt, in denen ein starkes Appetenzverhalten den Organismus zum Suchen nach einer auslösenden Situation treibt. Diese Definition wurde von CRAIG (1914) und LORENZ (1937) aufgestellt.

Viele Instinktbewegungen werden von mehreren Motivationen und/oder mehreren Trieben verursacht. Es ist also zunächst die Frage zu klären, welche und wie viele Antriebsquellen dem Trg zugrunde liegen. Mit dieser Frage beschäftigten sich schon HEINROTH (1910) und LORENZ (1957). In HEINROTHS Deutungen erscheint das Trg als von einer einzigen Motivation bestimmt. LORENZ schloß aus vergleichenden Beobachtungen an Gänsen und Enten, das Trg sei eine durch Ritualisierung entstandene zusammengesetzte Verhaltensweise, die Kämpfe zwischen den Partnern eines Paares verhindere. Er vermutete, das Trg habe als ritualisierte Bewegungsfolge eine Eigenmotivation entwickelt, sei aber außerdem — und damit steht er im Gegensatz zu HEINROTHS Auffassung — auch noch vom Sexual- und Angriffstrieb motiviert.

An dieser Arbeit sollen nun die bestehenden Hypothesen geprüft werden, und darüber hinaus soll nach weiteren Antriebsquellen gesucht werden, die das Trg verursachen; schließlich soll geklärt werden, welche Leistung es im sozialen Leben der Graugans vollbringt. Auf die Phylognese des Trg hingegen wird hier nicht eingegangen.

II. Methode

1. Analytisches Verfahren

Es gibt eine Reihe von Methoden, die die Aufklärung der Motivationsstruktur einer Verhaltensweise ermöglichen. Man kann statistisch die relative Häufigkeit des Auftretens verschiedener Verhaltensweisen ermitteln und aus einer positiven zeitlichen Korrelation ihres Auftretens auf Abhängigkeit von einer gemeinsamen Motivation schließen. Dabei wird vorausgesetzt, daß das zeitliche Zusammenfallen bzw. Aufeinanderfolgen auf eine gemeinsame Ursache der beiden Instinktbewegungen zurückzuführen ist, und im Fall von Bewegungsfolgen heißt das, daß die Motivationen weniger schnell wechseln als die Bewegungsweisen.

Die Ermittlung der Motivationen nach dieser Methode, wie sie z. B. VAN IERSEL und BOL (1958), SEVENSTER (1961), WIEPKEMA (1961) und HEILIGENBERG (1963) durchführten, ist jedoch nur dann möglich, wenn die Auslösesituation unter Laborbedingungen so kontrolliert werden kann, daß die Verhaltensweisen genügend häufig auftreten. Das ist jedoch beim Trg der Gänse, die durch jeden Eingriff so gestört werden, daß sie abnorm reagieren, nur in wenigen Fällen möglich, so z. B. bei einer bestimmten Form des Trg, dem Nestgeschrei, wobei die Gans durch den Bruttrieb ans Nest gebunden ist. In diesem Falle bedienen wir uns der eben genannten Methode. Die anderen Trg-Formen sind an komplizierte Außensituationen gebunden, die mit äußeren Eingriffen nicht herbeizuführen sind. Denn hier steht die Beziehung der Partner im Vordergrund. Meist ist das Verhalten sogar von der Interaktion mindestens dreier Gänse abhängig. Deshalb mußte ich zur Ermittlung der das Trg verursachenden Motivationen eine andere Methode anwenden.

TINBERGEN (1959) hat eine Methode ausgearbeitet, mit der man die Motivationen von Verhaltensweisen analysieren kann. Um zu ermitteln, ob zwei Instinktbewegungen von einer gemeinsamen Motivation abhängen oder nicht, werden drei Kriterien herangezogen. Es wird geprüft 1. ob die Bewegungsform ähnlich ist oder nicht, 2. ob die Bewegungen durch dieselbe oder eine ähnliche Situation ausgelöst werden oder nicht, 3. ob die beiden Verhaltensweisen sehr häufig zusammen auftreten oder sehr selten. In diesem Fall kann dann nämlich auf das statistische Verfahren der ersten Methode verzichtet werden. Je besser die Ergebnisse der Prüfung nach diesen drei Kriterien (Form, Auslösesituation und zeitlich korreliertes Verhalten) übereinstimmen, desto sicherer kann man auf die Motivationen der zu untersuchenden Verhaltensweisen schließen.

Um die Sicherheit des Schlusses zu erhöhen, wandte ich ein weiteres Verfahren an. Das Trg erscheint zum ersten Male bei adulten Tieren. Der Gedanke liegt nahe, daß es Vorformen in der ontogenetischen Entwicklung der Gänse gibt. Es werden nun dieselben drei Kriterien, die die Aufklärung der hypothetischen Motivationsstruktur des Trg adulter Tiere ermöglichen, auf das entstehende, bzw. sich differenzierende Verhaltensinventar der Gänse angewandt. Dabei muß in den ganz frühen Entwicklungsstufen das gesamte Inventar berücksichtigt werden; mit zunehmender Differenzierung wird die Untersuchung naturgemäß auf weniger Verhaltensweisen eingeschränkt.

Es stellte sich heraus, daß sich die Aussagekraft der TINBERGENSchen Methode durch dieses Verfahren erheblich erhöhen läßt. Unter anderem ermöglicht es auch die Analyse solcher mischmotivierter Bewegungen, die sich während der Ontogenese von den Motivationen ihrer einzelnen Bestandteile unabhängig gemacht und eine eigene Motivation erhalten haben.

2. Haltung der Tiere

Seit 1954 wurden im Jahr durchschnittlich 100 Graugänse (*Anser anser anser*, L.; *Anser anser rubrirostris*, Swinhoe) frei gehalten. Dazu wurden durchschnittlich 40 Bleßgänse (*Anser albifrons albifrons*, Scopoli), 10 Saatgänse (*Anser fabalis fabalis*, Latham), 20 Streifengänse (*Anser indicus*, Latham), 20 Schneegänse (*Anser caeruleus atlanticus*, Kennard), 10 Kurzschabelgänse (*Anser brachyrhynchus*, Baillon) und 10 Kanadagänse (*Branta canadensis canadensis*, L.) zum Vergleich gehalten.

Alle Arten leben in einem losen Scharverband, halten jedoch artenweise dichter zusammen, so daß artgleiche Verpaarungen die Regel sind. Fast alle Gänse sind voll flugfähig. Im Sommer leben die Gänse auf dem großen Eßsee (20 000 m²). Im Winter bleiben die Gänse, solange der Eßsee zugefroren ist, in einem 460 m² großen Käfig, dessen 75 m² große Wasseroberfläche eine Pumpe offenhält. Zusätzlich zu ihrem unbestimmbar großen Weideland (die Gänse fliegen oft in den frühen Morgenstunden im Umkreis von 15 km zum Weiden auf die Wiesen in der Umgebung), werden die Gänse je nach Bedarf mit einer Mischung von 44% Getreideschrot, 7% Sojaschrot, 33% Weizenkleie, 5% Trockenhefe, 7% Eiweißkonzentraten, 3% Luzernegrünmehl, 1% Futterkalk und während der Wintermonate außerdem noch mit gekelterter Gerste gefüttert. Die Gänse brüten in Brutkästen, die auf dem Eßsee in mindestens 10 m Entfernung voneinander auf Plattformen stehen, die dort verankert sind. Die Brutkästen haben durchschnittlich eine Größe von 50×50×80 cm³ und zeigen mit dem Eingangsloch zu einem Beobachtungsturm. Das Nest aus Stroh befindet sich hinten in der Kiste, darüber ist ein Deckel angebracht, so daß man Gans und Eier kontrollieren kann, ohne den brütenden Vogel an der Flucht zu hindern. Die meisten Gänse wachsen im Familienverband bei ihren Eltern auf.

In den ersten beiden Jahren zogen wir einen großen Teil der Gänse und jedes weitere Jahr mindestens eine Gruppe selber auf, so daß die gesamte Schar an den Menschen gewöhnt und zahm ist. Die mit ihrem Nachfolgeverhalten auf den Menschen geprägten Gänse wurden meist in Gruppen von 3–10, seltener auch einzeln aufgezogen.

Außerdem zogen wir insgesamt drei Gänse als Kaspar-Hauser-Tiere (KH) auf. Eines davon hielten wir acht Wochen in einem optisch isolierten Käfig, der sich außerhalb des Institutsgeländes befand. Allerdings konnte das Tier rufende Gänse hören und fliegende sehen. Das Futter wechselten wir so, daß die Gans uns nicht sah.

Die beiden anderen Tiere wurden bis zur achten Woche in einem schallisolierten Haus bei einer der Tageslänge entsprechenden künstlichen Beleuchtung aufgezogen. Futter- und Wasserversorgung sowie Reinigung des Raumes geschah im Dunkeln. Da die isolierte Käfigaufzucht sehr leicht zu körperlichen Schädigungen führt, hielten wir die KH-Tiere anschließend solange in einem optisch isolierten Außengehege mit Wasserteil, bis ihre Schädigungen soweit behoben waren, daß sie in der Schar der Gänse lebensfähig waren, und ihre Schädigungen sich von denen, die gelegentlich bei anderen handaufgezogenen Tieren auftraten, nicht wesentlich unterschieden. Außerdem gewöhnten wir die im schalldichten Haus aufgezogenen Tiere auf diese Weise langsam an die Außenwelt.

Zwei Tiere wurden je vier Wochen von einer Attrappe geführt. Die Attrappe war ein umgestülpter Plastikeimer mit vier Rädern. Er war an einem 5 m langen Stock befestigt, den man vor sich herschob. Unten im Eimer war ein Heizkissen und ein Summer eingebaut, der durch einen am Ende des Stockes angebrachten Knopf betätigt wurde.

3. Beobachtung

Die Gänse wurden das ganze Jahr über beobachtet und die Beobachtungen protokolliert. Von jeder Graugans wurde eine Lebensgeschichte angefertigt, die Auskunft über die Dauer des Zusammenseins mit den Eltern, größere innerartliche Auseinandersetzungen und Zusammenschlüsse, Jugendverbände oder Paarbildungen, Anzahl der Bruten und sonstige soziologisch wichtige Daten gibt. Außerdem enthalten die Protokolle detaillierte Beobachtungen über verschiedene einzelne Verhaltensweisen. Einzelne Beobachtungen wurden außerdem mit Film, Photographien und Tonbändern festgehalten.

Die tägliche Beobachtungsdauer schwankte sehr stark. Insgesamt beobachteten wir 58 Paarbildungen, 120mal Brüten, 67mal das Jungführen und achtmal eine Ganterverpaarung.

4. Darstellung

Alle Zeichnungen sind nach Photographien hergestellt worden. Die Tonspektrogramme sind mit einer von W. SCHLEIDT (1964) entwickelten Apparatur aufgenommen worden.

Die Darstellung eines so komplizierten Wirkungsgefüges, wie es sich aus den Wechselwirkungen der verschiedenen (hier zu besprechenden) Motivationen ergibt, stößt erfahrungsgemäß auf große Schwierigkeiten. Da dieselbe Ursache bei vielen Wirkungen mitspielt, sieht man sich oft zu Wiederholungen von bereits Gesagtem genötigt. Um dies zu vermeiden,

werden im folgenden die Beschreibung der beobachteten Verhaltensweisen, der Vergleich ihrer Formen, der sie auslösenden Situationen und der zeitlich mit ihnen korrelierten Verhaltensweisen, sowie die daraus zu ziehenden Folgerungen in getrennten Abschnitten dargestellt.

B. ONTOGENESE DES TRIUMPHGESCHREIS

I. Verhalten im Ei

1. Beschreibung

Schon im Ei, durchschnittlich zwei Tage vor dem Schlüpfen, verfügen die Graugänse über verschiedene Lautäußerungen. Diese sind:

a) der **Weinlaut** (Abb. 1) (HEINROTH 1910) oder das **Pfeifen** des **Verlassenseins**

(LORENZ 1935). Das ist ein hoher, lauter, scharfer, einsilbiger Laut. Er ertönt bei starkem Abkühlen des Eies oder bei Schlüpf-schwierigkeiten des Gössels, wie z. B. Austrocknen der Eihaut. Gössel, die beim Schlüpfen häufig weinen, sterben meistens. Auf das Weinen des Gössels im Ei sieht die Gans unter sich und rückt hin und her, genauso wie später, wenn sie ein geschlüpftes Gössel dadurch zum Weinen gebracht hat, daß sie daraufgetreten ist. Manchmal vollführt sie anschließend Eirollbewegungen.



Abb. 1: Tonspektrumgramm: Weinlaut von Gössel im Ei, ein Tag vor dem Schlüpfen; Aufnahme vom 27. 6. 64; Grundton 1,2—2,2 kHz; 3—4 Obertöne einsilbig

Ammenvögel, wie z. B. Puten, drücken junge Gänse oft tot, weil sie nicht auf den Weinlaut reagieren. Bei den körperlich viel zarteren Fasanenküken geschieht das nie, weil deren Weinlaut dem der Putenvögel ähnelt.

b) der **Wi-Laut** (Abb. 2). So bezeichnen wir einen zwei- bis mehrsilbigen Laut, dessen Lautstärke wechselt. Das Gössel äußert ihn, wenn ein abgekühltes Ei erwärmt wird, während des Schlüpfvorganges, wenn das Gössel die Schale durchpickt, wenn man die trockene Eihaut anfeuchtet und vor allem bei Geräuschen. Spricht man zu einem Gössel, das noch im Ei eingeschlossen ist, so antwortet es mit dem Wi-Laut. Je lauter man spricht — innerhalb gewisser Grenzen — desto lauter und vielsilbiger (bis zu 4 Silben) ist die Antwort. Wenn im Brutapparat mehrere Gänseeier gepickt sind und aus einem Ei der Wi-Laut ertönt, so antworten Gössel aus anderen Eiern ebenfalls mit dem Wi-Laut. Je mehr Wi-Laute ertönen, desto lauter sind die Antworten.

c) der **Schlaf-laut** (Abb. 3). So bezeichnet HEINROTH (1910) einen weichen, leisen Trillerlaut. Er tritt ohne bemerkbare äußere Ursache auf. Häufig ertönt er, nachdem das Gössel den oben beschriebenen Wi-Laut geäußert hat. Der Laut wird Schlaf-laut genannt, weil ihn das schon geschlüpfte Gössel meistens beim Einschlafen äußert.

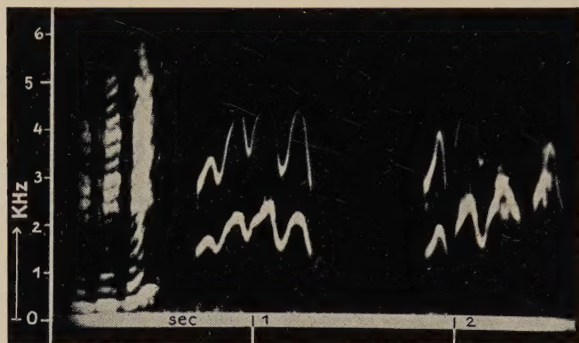


Abb. 2: Tonspektrogramm: *Wi-Laut* von Gössel im Ei, ein Tag vor dem Schlüpfen; Aufnahme vom 27. 6. 64; Grundton 1,3—1,8 kHz; 1 Oberton; 2×4 Silben als Antwort auf menschliche Stimme (wiwiwi)

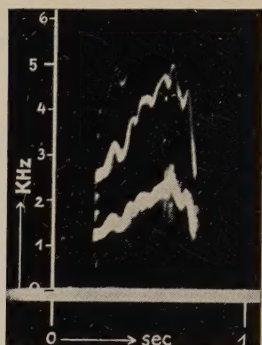


Abb. 3: Tonspektrogramm: *Schlaflaut* von Gössel im Ei, ein Tag vor dem Schlüpfen; Aufnahme vom 27. 6. 64; Grundton 1,3 bis 2,6 kHz; 1—2 Obertöne; einsilbig

2. Vergleich

2 a. Vergleich der Formen

Die drei beschriebenen Laute unterscheiden sich außer durch Lautstärke und Frequenzspektrum durch die zeitliche Anordnung ihres Auftretens. Die Abstände zwischen den Weinlauten sind länger als zwischen den *Wi-Lauten*. Bei einer Serie von Weinlauten bleiben diese Abstände einander ziemlich gleich. Die *Wi-Laute* treten in Gruppen von 2—4 Lauten auf. Die Abstände zwischen den einzelnen Gruppen sind unregelmäßig. Die *Schlaflaute* treten einzeln auf oder sind durch längere Pausen voneinander getrennt als die Weinlaute oder die Gruppen von *Wi-Lauten*. Da die Tonhöhe innerhalb des *Schlaflautes* sehr oft schwankt, wirkt er wie ein Triller. Die maximale Lautstärke ist beim Weinlaut am größten, beim *Wi-Laut* kleiner, jedoch immer größer als beim *Schlaflaut*.

2 b. Vergleich der auslösenden Situationen

Alle Außenweltsituationen, die Weinlaute auslösen, sind geeignet, das schlüpfende Gössel zu schädigen. Der *Wi-Laut* tritt 1. nach Beseitigung derartiger Einflüsse auf und 2. als Antwort auf Außengeräusche. Innerhalb eines biologisch sinnvollen Bereiches wachsen Lautstärke und Gruppenlänge mit der Stärke der Außengeräusche. Die Lautäußerung der Mutter löst bei dem im Ei vor Kälte weinenden Gössel dieselbe Reaktion aus wie die unmittelbar darauffolgende Aufwärmung des Eies. Was den *Schlaflaut* auslöst, ist unbekannt.

3. Zusammenfassung und Folgerungen

Aus dem Vergleich ergeben sich in diesem Stadium noch keine Schlußfolgerungen über die Motivationen der Laute. Da sich Weinlaut und *Wi-Laut* sowohl formal als auch in ihrer Auslösesituation voneinander unterscheiden, ist anzunehmen, daß auch ihre Motivationen verschieden sind.

Die Funktion des Weinlautes ist es, das Elterntier zur Beseitigung der Bedrohung anzuregen. Die Funktion wird besonders deutlich bei Ammenvögeln, die auf den Weinlaut nicht artgerecht reagieren und dadurch ihre Pfleglinge töten.

Der *Wi-Laut* ist die Antwort auf die Beseitigung aller den Weinlaut hervorruhenden Störungen. Da er außerdem als Antwort auf Außengeräusche erfolgt und positiv mit deren Intensität korreliert ist, scheint es sich um eine Vorform einer Kontaktaufnahme zu handeln.

II. Verhalten der Gössel im Dunenkleid

1. Verhalten der Gössel gegenüber Eltern, Pfleger und Attrappen

1a. Beschreibung

Auch das geschlüpfte Gössel weint, (Abb. 4), wenn die (S. 251) beschriebenen Situationen eintreten. Zu ihnen tritt nun eine weitere: das Gössel weint nämlich nunmehr auch stets, wenn es allein ist. Kommt es zum ersten Mal unter der sich ruhig verhaltenden Mutter ans Tageslicht, beginnt es regelmäßig zu weinen und fährt damit fort, bis sie in irgendeiner Weise antwortet. Hat

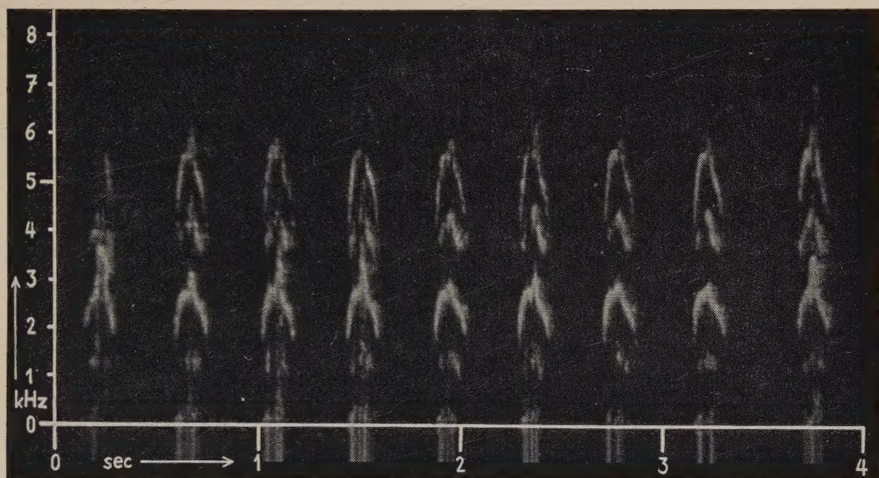


Abb. 4: Tonspektrogramm: Weinlaut von 5-Tage-altem Gössel; Aufnahme vom 20. 5. 63; Grundton 1—1,5 kHz; erster Oberton am stärksten, 2—3,5 kHz; einsilbig

ein bereits lauffähiges Gössel seine Familie verloren, so rennt es suchend umher und stößt dabei laute Weinlaute aus. Da das Gössel in den ersten Lebenstagen seine Eltern nicht von anderen Gänsen unterscheiden kann, rennt es dann auf jede Gans zu, die ihm begegnet. Fremde Gänse beißen nach dem Gössel, so daß es mit Weinlauten ausweicht und solange weitersucht, bis es seine Eltern findet. Während des Suchens vernachlässigt es alle lebensnotwendigen Tätigkeiten, wie Fressen, Putzen, Schlafen, so daß es, wenn es seine Eltern nicht wiederfindet, zu Grunde geht.

Der Wi-Laut ist vom Schlüpfen ab mit einer bestimmten Bewegungsweise gekoppelt. Sowie es den Kopf heben kann, versucht das Gössel beim Wi-Laut Hals und Kopf vorzustrecken. Das Ausmaß dieser Bewegung, die Lautstärke und die Silbenzahl des Lautes gehen dabei einander parallel. Wenn der Wi-Laut sehr leise ausgestoßen wird, fehlt die Halsbewegung (Abb. 5, 6, 7).

In der oben geschilderten Situation, wenn das Weinen Lautgebung der Mutter und diese ihrerseits Wi-Laut-Verhalten auslöst, blickt das Gössel dabei aufmerksam nach der Mutter, bzw. nach Pfleger oder Attrappe, sofern diese entsprechende Reizkombinationen bieten (Abb. 8).

Verlassen die Eltern einen Tag nach dem Schlüpfen der Jungen das Nest, so bleiben die Gössel bei ihnen; sie folgen ihnen nach, suchen bei der Mutter Schutz und Wärme, fressen was die Eltern fressen, putzen sich und baden mit ihnen. Dabei äußern sie den Wi-Laut ohne den Hals vorzustrecken. Haben sich

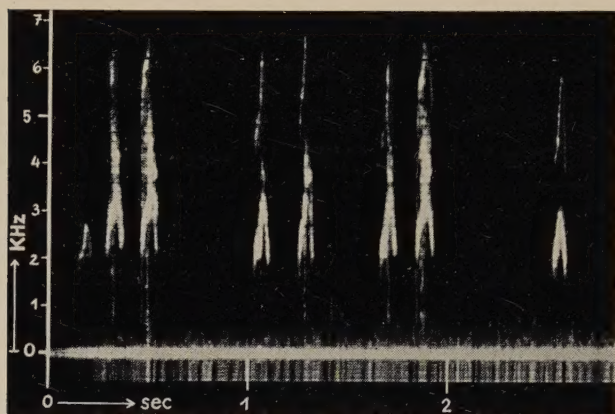


Abb. 5: Tonspektrogramm: Wi-Laut ohne Halsvorstrecken von 24-Stunden-altem Gössel; Aufnahme vom 6. 5. 61; Grundton 1,6—3,2 kHz; 1. Oberton 3,6—5,8 kHz; Silbenzahl 1—3



Abb. 6: Wi-Laut ohne und mit Halsvorstrecken

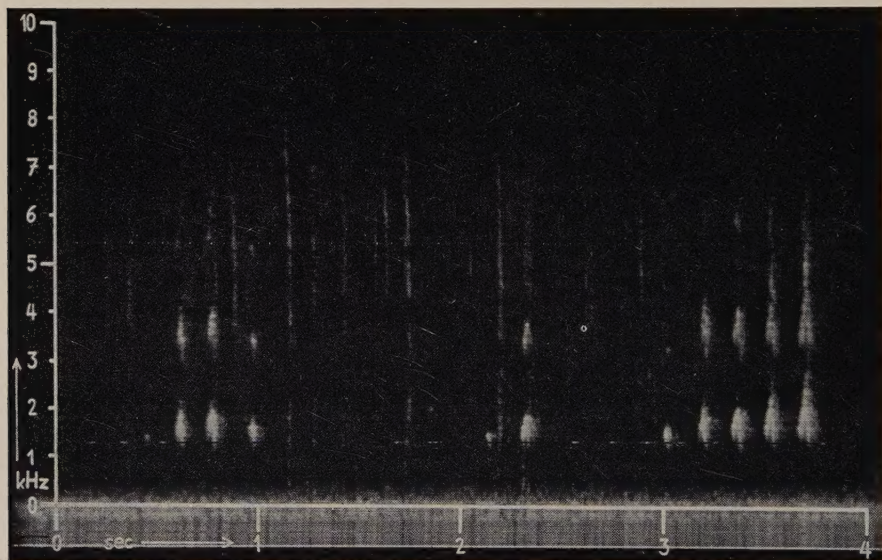


Abb. 7: Tonspektrogramm: Wi-Laut mit Halsvorstrecken von 8-Tage-altem Gössel (KH); Aufnahme vom 29. 7. 63; Grundton 1,2—2,6 kHz; starker Nachhall vom Aufnahme-raum verwischt die hakenförmige Struktur; Silbenzahl 2—5

die Gössel etwas von den Eltern entfernt und kehren dann zu ihnen zurück, so äußern sie immer den intensiveren Wi-Laut, der, wie oben erwähnt, stets mit Halsvorstrecken einhergeht. Den Schlaflaut (Abb. 9) äußert das Gössel, wenn es müde ist oder friert.

Sobald das Gössel seine Eltern kennt, läuft es niemals mehr auf fremde Gänse zu, sondern es äußert den Wi-Laut mit Halsvorstrecken nur, wenn es seine Eltern wiederfindet, oft auch schon, wenn sich die Eltern von ihm entfernen.

Greifen die Eltern andere Gänse an, so bleiben die ganz jungen Gössel schweigend, oder, wenn sich die Eltern weit entfernt haben, mit Weinlauten zurück. Wenden sich die Eltern ihnen wieder zu, so strecken sie den Hals vor und äußern den Wi-Laut. Sind sie etwas älter — durchschnittlich ab dem dritten Tag — so rennen sie mit vorgestrecktem Hals und Wi-Lauten hinter den angreifenden Eltern her. Selbständig greifen die von ihren Eltern aufgezogenen Gössel in diesem Alter fast nie an. (Gelegentliche Ausnahmen und



Abb. 8: Wi-Laut mit Halsvorstrecken des Gössels auf die Mutter

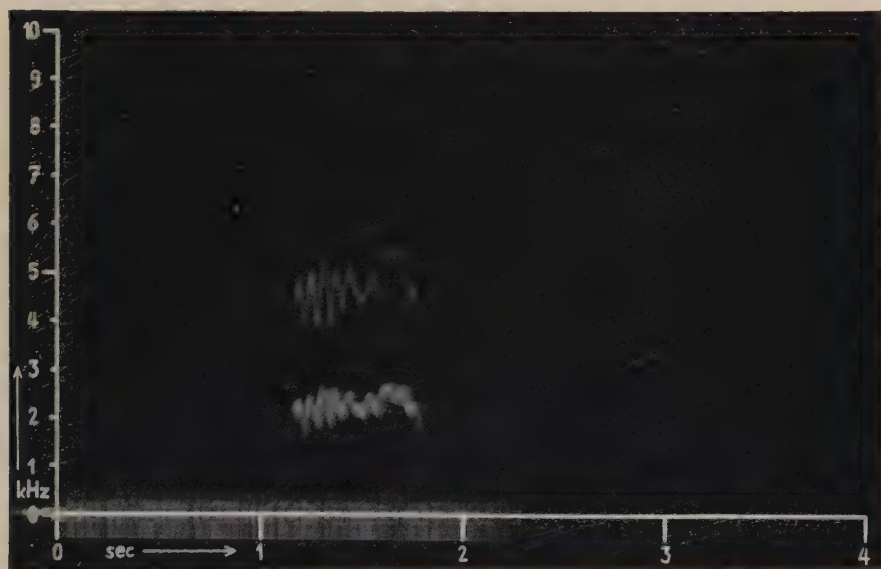


Abb. 9: Tonspektrogramm: Schlaf-laut von 5-Tage-altem Gössel; Aufnahme vom 29. 7. 63; Grundton 1,5—2,7 kHz; Oberton 3,5—5,5 kHz; einsilbig

Angriffsverhalten von Menschen aufgezogener Gössel wird, S. 260 und S. 261 besprochen). Während des Angriffs der Eltern bleiben die Jungen stehen und stoßen weiterhin den Wi-Laut aus. Dieser wird heftiger, sobald sich die Eltern ihnen nach dem Angriff wieder zuwenden (Abb. 10). Auch wenn die Eltern im Anschluß an einen solchen Angriff intensiv Triumph schreien, antworten die Gössel, indem sie den Hals vorstrecken und Wi-Laute ausstoßen; zusätzlich spreizen sie manchmal noch die Flügel und wippen mit dem Hals auf und ab. Das gleiche Verhalten kann auch ein Pfleger hervorrufen, wenn er mit vorgestrecktem Arm auf andere Gänse „droht“: die von ihm aufgezogenen Gössel laufen dann mit ausgestrecktem Hals und Wi-Lauten hinter ihm her und verstärken dieses Verhalten, wenn er sich anschließend mit seinen üblichen Lauten wieder an sie wendet.

Ein Gössel, das im Beisein einer Attrappe aufgezogen wurde, die sich regelmäßig auf einer Kreisbahn bewegte und die in unregelmäßigen Abständen Töne von sich gab, folgte dieser zunächst und äußerte auch Wi-Laute mit Halsvorstrecken. Allmählich jedoch ließen diese Reaktionen nach, das Gössel blieb stehen und begann zu weinen. Werden die Gösself in Gegenwart der auf S. 250 beschriebenen Attrappe aufgezogen, die jedesmal mit einem Summton antwortet, wenn das Gössel weint, dann folgen sie dieser sehr viel länger nach und äußern ihr gegenüber den Wi-Laut mit Halsvorstrecken ebenfalls länger.



Abb. 10: Wi-Laut mit Halsvorstrecken eines Gösselfs (links), das sich seinem Vater zuwendet, der fremde Gänse androht

1b. Vergleich

1. Vergleich der Formen

Wi-Laute mit und ohne Halsvorstrecken unterscheiden sich nur durch die Anzahl der Silben und durch die Lautstärke (S. 254) und sind durch stufenlose Übergänge miteinander verbunden. Der intensive Wi-Laut, der schon bei den Gösselfn im Ei auftritt, ist bei den geschlüpften Tieren stets mit Halsvorstrecken gekoppelt.

Der Hals wird beim Wi-Laut in gleicher Weise vorgestreckt wie zu Beginn jedes Angriffs. Auf- und Abwippen des Halses mit Flügelspreizen entspricht dem Trg adulter Vögel (S. 279).

2. Vergleich der auslösenden Situationen

Wi-Laute mit Halsvorstrecken werden auch nach dem Schlüpfen der Gösself durch recht verschiedene Laute ausgelöst, besonders wirksam dann, wenn diese unmittelbar auf eine Lautäußerung des Gösselfs folgen, am wirksamsten nach Weinen. Optisch wirken zunächst alle möglichen Gegenstände verschiedenster Größe, wenn sie sich nur etwas bewegen. Sie verlieren jedoch diese Wirksamkeit alsbald, wenn sie nicht auf die Lautäußerungen des Gösselfs antworten, wie aus der Reaktion der Gösself auf die beiden verschiedenen Attrappen hervorgeht.

Anfänglich ist das Wi-Laut-Verhalten höchst unselektiv durch die verschiedenen Objekte und Laute auslösbar. Durch Dressur auf den antwortenden Partner wird die Reaktion rasch selektiver. In den ersten beiden Tagen kommt es vor, daß ein Gössel dem Partner ähnlichen Objekten, z. B. fremden Gänsen gegenüber Wi-Laute äußert und ihnen nachläuft, später nicht mehr. Außer dem Partner kann nunmehr kein anderes Objekt durch seine Anwesenheit das Weinen verhindern. Am intensivsten werden Wi-Laute mit Halsvorstrecken ausgelöst, wenn der Partner nach einer längeren Abwesenheit, die bereits Weinen hervorgerufen hatte, zum Gösself zurückkehrt, weit weniger, wenn er von ihm wegläuft.

bleibt der Partner weg, so weint das Gösself nicht nur — wie es auch die Gösself im Ei bei Störungen tun — sondern es zeigt außerdem noch Suchverhalten. Wie schon gesagt, wird das

Suchen unter Vernachlässigung aller anderen lebenswichtigen Tätigkeiten bis zur Erschöpfung — im Extremfall bis zum Tode — fortgesetzt, mit anderen Worten, der Verlust des Kontaktes mit der Familie wird wie eine akut lebensbedrohende Situation beantwortet.

Löst eine Reizsituation eine Reaktion aus, die das Gösself vom Partner ablenkt, wie z. B. Fressen, Baden oder Putzen, so werden nach ihrem Abklingen Wi-Laute ausgelöst und zwar umso intensiver, schließlich mit Halsvorstrecken, je stärker die Reaktion war.

3. Vergleich der zeitlich korrelierten Verhaltensweise

Wenn die Gösself einen Partner gefunden haben, bleiben sie anschließend mit ihm zusammen. Dieses Zusammensein bildet für jedes Gösself — mit Ausnahme des KH, der dessen gewaltsam entwöhnt ist — die Voraussetzung für das ungestörte Ablaufen sämtlicher übriger Verhaltensweisen. Je öfter und intensiver die Jungen auf die Lautäußerungen der Eltern, Pfleger oder Attrappen antworten, umso schneller entwickelt sich der Zusammenhalt und umso fester wird die Bindung.

1c. Zusammenfassung und Folgerungen

In bezug auf Form und auslösende Situation gleichen die Laute der geschlüpften Gösself den schon im Ei geäußerten und sind zweifellos mit ihnen identisch.

Für die Motivationsanalyse ist es wichtig, daß das Gösself bei Abwesenheit des Partners Suchverhalten zeigt, das als Appetenzverhalten gedeutet werden könnte. In diesem Falle wäre es wichtig festzustellen, wodurch das Suchverhalten beendet wird. Da das Gösself bei Wiederkommen des Partners das Suchverhalten einstellt und Wi-Laute mit Halsvorstrecken äußert, erhebt sich die Frage, ob das Suchverhalten durch Reize, die vom Partner ausgehen oder durch die Ausführung des Wi-Lautes mit Halsvorstrecken oder durch beides beendet wird. Wie oben ausgeführt, bevorzugt das Gösself Partner, die ihm antworten; die Intensität des Wi-Lautes mit Halsvorstrecken ist positiv mit der Antwort des Partners korreliert. Daraus ergibt sich, daß vom Partner ausgehende Reize — hier also die Antwort — in jedem Fall eine Rolle spielen.

Die Ausschließlichkeit des Suchverhaltens eines Gösselfs, dessen Partner entfernt ist, zeigt, wie lebensnotwendig ihm der Partner bzw. der Wi-Laut mit Halsvorstrecken ist. Ist das Gösself mit dem Partner zusammen, so äußert es beim Fressen, Baden und Putzen den weniger silbigen und leiseren Wi-Laut ohne Halsvorstrecken.

Es finden sich alle Übergänge von leichtem Anschwellen des Wi-Lautes bis zur betonten Zuwendung mit vorgestrecktem Hals und vielsilbigen Wi-Lauten. Diese Skala des Wi-Lautverhaltens erstreckt sich entlang einer einzigen Ähnlichkeitsreihe, ganz wie sie zu erwarten wäre, wenn sie durch verschiedene Intensitätsstufen einer qualitativ gleichbleibenden Erregungsart (Motivation) verursacht würde (S. 295).

Die Funktion des Weinlautes bleibt während der gesamten Jugendentwicklung die gleiche (S. 252 und S. 273): er fordert die Elterntiere zur Beseitigung aller störenden Einflüsse auf. Es kommen in diesem Alter weiter hinzu: das Elterntier sucht seinerseits nach dem weinend umherirrenden Kind, und dieses erleichtert ihm das Auffinden der Familie durch laute Rufe.

Die Wirkung des Wi-Lautes besteht darin, im Partner die gleiche Reaktion hervorzurufen. Sind die Partner zusammen, so genügt die schwächste Form, den Kontakt aufrecht zu erhalten (S. 252). Hat jeder der beiden Partner den anderen vermißt und gesucht, so steigert sich die Wirksamkeit der wechselseitigen Auslösung sehr. Diese Form der erneuten Kontaktaufnahme macht auf den naiven Beobachter den Eindruck einer Begrüßung.

Beides deutet darauf hin, daß die wichtigste arterhaltende Wirkung des Wi-Lautes im Zusammenhalten der Partner liegt. Diese Funktion wird in dieser Entwicklungsstufe besonders deutlich, da für ein Gössel in freier Wildbahn der Verlust der Familie gleichbedeutend mit dem Verlust jeder Überlebenschance ist. Aus gleichen Erwägungen muß es arterhaltend zweckmäßig sein, wenn mit Verlust der Partner die Bereitschaft zur Flucht stark ansteigt, bzw. mit dem Rückhalt der schützenden Familie gesenkt ist. Eine besondere Funktion des Wi-Lautes bzw. des Zusammenseins mit dem Partner besteht in einem allgemein fördernden Einfluß auf alle Lebensäußerungen des Gössels. Diese Funktion wird sehr deutlich beim Kaspar-Hauser-Gössel, dem der Partner fehlt (S. 260).

2. Verhalten von Kaspar-Hauser-Gösseln (KH)

2a. Beschreibung

Die drei KH, die in einem schalldichten Käfig aufgezogen wurden, äußerten den Wi-Laut mit Halsvorstrecken in den ersten Tagen jedesmal dann, wenn im Käfig eine Veränderung vorgenommen, z. B. das Licht umgeschaltet oder das Futter erneuert wurde. Sie streckten dabei den Hals manchmal ungefähr in Richtung auf die Schüssel oder das Licht, manchmal ungerichtet aus. Dann fuhrten sie in ihrer vorherigen Tätigkeit fort, fraßen, schliefen oder putzten sich und ließen entweder Wi-Laute ohne Halsvorstrecken oder Schlaf-laute hören.

Von ihrem ersten Lebenstag an suchten die Gössel zum Schlafen stets nachts, wenn das Licht ausgeschaltet war, manchmal auch bei Tag, die Wärmelampe auf. Nach einigen Tagen richteten sie den Wi-Laut mit Halsvorstrecken bei Futtererneuerung oder Lichtumschalten auf die Wärmelampe. Ungerichtetes Halsvorstrecken kam nun nicht mehr vor.

Mit zunehmendem Alter wurde bei ihnen der Wi-Laut mit Halsvorstrecken immer seltener und bald reagierten sie überhaupt nicht mehr auf die täglich wiederkehrenden Veränderungen. Bemerkenswerterweise trat jedoch der Wi-Laut ohne Halsvorstrecken mit gleicher Häufigkeit auf. Bei größerer Beunruhigung (z. B. Reinigung des Käfigs) weinten sie zunächst und liefen bei Aufhören der Störung sofort zur Wärmelampe, um dort sehr intensiv den Wi-Laut mit Halsvorstrecken zu äußern.

Bei längerer Dauer einer Beunruhigung, die zunächst Wi-Lautverhalten bewirkte, schlug dieses nach einiger Zeit in den Weinlaut um, dabei rannten die Tiere in wilder Flucht von einer Ecke in die andere; häufig hüpfen sie an der Wärmelampe empor. Ganz allgemein waren die KH schweigsamer als die in Gesellschaft aufgezogenen Tiere und auch in fast allen anderen Lebensäußerungen stark herabgestimmt. Eine Ausnahme bildete das Fluchtverhalten: Schon auf geringe fluchtauslösende Reizkombinationen reagierten die Tiere mit heftiger Flucht, wobei sie stark weinten. Sonst war jedoch eine Verschiebung der relativen Häufigkeit von Weinen, Wi- und Schlaf laut nicht feststellbar. Die Tiere fraßen, putzten sich und bewegten sich weniger und unregelmäßiger, so daß es überhaupt sehr schwierig war, sie aufzuziehen (S. 250).

2b. Vergleich

1. Vergleich der Formen

Halsvorstrecken und Wi-Laut haben beim KH-Gössel die gleiche Form wie beim sozial aufgezogenen Tier. Unterschiede bestehen nur in der Häufigkeit des Auftretens.

2. Vergleich der auslösenden Situationen

Von den Reizsituationen, die beim normal aufwachsenden Gössel Weinen auslösen, ist beim KH die wichtigste ausgeschaltet, nämlich der Verlust des Partners.

In den ersten Tagen wird beim KH der Wi-Laut mit Halsvorstrecken durch eine ähnliche Situation ausgelöst wie beim gerade geschlüpften Gössel, das im Familienverband aufwächst: beide reagieren auf etwas Neues, dieses auf den Partner, jenes auf jede Veränderung in seiner Umgebung. Zunächst reagiert er wie das normale Gössel auf alles Neue mit Wi-Laut und Halsvorstrecken, gibt dies jedoch nach einiger Zeit auf, wenn die Antwort ausbleibt, und richtet von nun ab sein Wi-Laut-Verhalten auf das einzige Objekt, das wenigstens eine der normalerweise vom Elterntier gelieferten Reizsituationen bietet, auf die Wärme spendende Lampe.

Die Auslösesituation ist bei im Familienverband aufwachsenden Gösseln und beim KH also zunächst gleich; später unterscheidet sie sich in zwei wesentlichen Punkten:

1. Das in Gesellschaft aufgezogene Gössel reagiert nur noch auf einen *a n t w o r t e n d e n* Partner, der KH aber auf ein Objekt, das mit dem normalen Partner nur das Wärmespenden gemeinsam hat.
2. Bei in der Familie aufwachsenden Gösseln wird der Wi-Laut mit Halsvorstrecken nach jeder Unterbrechung des Kontaktes ausgelöst; bei den KH-Gösseln tritt es nur nach einer starken, Weinen auslösenden Störung auf.

Wi-Laute ohne Halsvorstrecken werden beim KH-Gössel wie auch beim in Gesellschaft aufgezogenen Gössel, beim Fressen und Putzen ohne ersichtliche Außenreize beobachtet, und sie treten beim KH-Gössel genauso häufig auf wie bei in Familien aufgewachsenen Gösseln.

3. Vergleich der zeitlich korrelierten Verhaltensweisen

Ob die KH-Gössel im Anschluß an den Wi-Laut mit Halsvorstrecken bevorzugt bei der Wärmelampe blieben, konnte unter den gegebenen Versuchsbedingungen nicht festgestellt werden. Jedoch zeigen diese KH im späteren Leben keinerlei Bevorzugung gegenüber Wärmelampen.

2c. Zusammenfassung und Folgerungen

Daß die eingreifenden Veränderungen der Umgebung nicht den geringsten Einfluß auf die Ausbildung des Wi-Lautes mit Halsvorstrecken und ohne Halsvorstrecken haben, spricht dafür, daß es sich hier um Instinktbewegungen handelt.

Obleich die hier besprochene Auslösesituation mit der normalen nur Schutz- und Wärmespenden gemeinsam hat, nicht aber das Antworten, treten zunächst beim KH beide Verhaltensweisen gleich häufig auf wie bei dem in der Familie heranwachsenden Gössel. Daraus kann man auf eine hohe innere Bereitschaft zu diesen Bewegungsweisen schließen. Wenn sich der KH viel länger als im Familienverband lebende Gössel mit ungerichtetem Halsvorstrecken und Wi-Lauten auf die verschiedensten Objekte bezieht, so kann man das mit dem Ausbleiben der Antwort erklären. Wie schon bei den Gösseln im Ei deutlich wurde (S. 251), stellt ja die Antwort eine stark auslösende Reizsituation für die intensiven Wi-Laute dar. Ebenso wurde dies bei den im Familienverband aufgezogenen Gösseln deutlich, bei denen die Antwort des Partners ein sehr viel intensiveres Wi-Lautverhalten hervorrief (S. 257). Aus dem Verhalten des KH geht weiterhin hervor, daß die Antwort ein sehr stark belohnendes Dressurmittel (reinforcement) ist, das eine bedingte Reaktion auf den Partner ausbildet. Eben weil die von der Wärmelampe ausgehenden Reizkombinationen der Antwort entbehren, dauert es 1. so lange, bis der KH den Wi-Laut mit Halsvorstrecken eindeutig auf sie richtet, und 2. wird er nur noch ganz selten geäußert. Daß der Wi-Laut mit Halsvorstrecken bei den KH adressiert wird und nicht etwa durch endogene Veränderungen des unterliegenden Mechanismus zurückgeht („atrophiert“), dafür spricht der Umstand, daß

er in sehr starken Auslösesituationen, und zwar in voller Intensität, doch noch ausgelöst wird. Hierdurch wird jedoch nicht ausgeschlossen, daß die Verhaltensweise später doch noch „atrophieren“ kann (S. 274).

Der Unterschied in der Häufigkeitsverteilung zwischen Wi-Laut mit und ohne Halsvorstrecken, der sich allmählich beim KH entwickelt, würde sich zwanglos erklären lassen, wenn man annimmt, daß beide Formen von derselben Motivation verursacht würden. Danach würde der Wi-Laut ohne Halsvorstrecken durch eine geringere Stärke der Motivation, der Wi-Laut mit Halsvorstrecken durch eine größere verursacht. Es ist nämlich charakteristisch für viele Instinktbewegungen, daß beim Fehlen der speziellen Reizkombinationen die der größeren Motivationsstärke entsprechende Bewegungsform nicht mehr ausgelöst werden kann, die der geringeren hingegen mit gleicher oder größerer Häufigkeit. LORENZ (1937) gebraucht hierfür den bildlichen Ausdruck „Tröpfeln der Reaktion“.

Auch die Beziehungen zwischen Weinen und Wi-Laut mit Halsvorstrecken bei im Familienverband aufgezogenen Gösseln finden ihre Bestätigung beim KH. Dafür spricht die Auslösung des Wi-Lautes mit Halsvorstrecken nach Abklingen einer heftigen Panik, die sich in Fluchtbewegungen und sehr starkem Weinen äußert.

Die Anfälligkeit des KH für jegliche Krankheit, die nur durch die sorgfältigste Pflege zu kompensieren ist, zeigt, wie wichtig die Funktion des Kontaktverhaltens ist, das fördernd auf alle anderen Verhaltensweisen wirkt (S. 258). Dieselbe Funktion wird bei den adulten Graugänsen deutlich, die durch Ausstoß aus der Familie oder Tod des Partners ihres Kontaktes beraubt sind.

Als eine Folge des Mangels von Kontaktverhalten sind vielleicht auch die gewaltigen Fluchtausbrüche zu erklären, die, wie S. 258 zeigt, nur bei sozial aufgezogenen Tieren sinnvoll sind, beim KH aber zu Paniken führen. Eine andere Erklärung für diese Panik-Ausbrüche liefert die Überlegung, daß bei den in gleichförmiger Umgebung lebenden KH die bei normalen Tieren stattfindende Adaptation an kleine Veränderungen in der Umwelt ausfällt.

3. Verhalten der Gösse untereinander

3a. Beschreibung

Das kleine Gössel richtet täglich viele Male den Wi-Laut mit Halsvorstrecken nicht nur auf seine Eltern, sondern auch auf seine Geschwister, sobald sie sich etwas von ihm entfernt haben und wieder zu ihm zurückkehren. Die Bindung der Gösse an seine Geschwister ist nahezu ebenso stark wie die an die Eltern.

Angriffsverhalten kann schon bei wenige Tage alten Gösseln auftreten. Allerdings ist es unter normalen Verhältnissen, d. h. bei in Familien aufgezogenen Gösseln nur sehr selten zu beobachten (S. 255), da meist die Eltern angreifen. Nur fünfmal während der 10jährigen Beobachtungsdauer wurde beobachtet, wie Geschwister miteinander kämpften (Abb. 11).

Geschwisterkämpfe spielen sich folgendermaßen ab: Die Gösse rennen wie gewöhnlich mit ausgestrecktem Hals und Wi-Lauten aufeinander zu. Beieinander angekommen, beißen sie sich ganz plötzlich, dann krümmen sie blitzschnell den Hals ein, versuchen den Gegner unter sich zu drücken, schließlich wird ein Flügel steif vom Körper abgestellt, während der andere ruckende Bewegungen vollführt, in denen man bei Kenntnis des Verhaltens adulter Tiere die Anfänge des Flügelbutschlages erkennen kann. Die Angriffe hören so plötz-



Abb. 11: Geschwisterkampf im Wasser. Rechtes Gössel versucht das linke unter sich zu drücken. Sein Flügel ist vom Körper abgespreizt

lich auf wie sie begonnen haben — dem naiven Beobachter liegt die Deutung nahe, die Gössel hätten einander zunächst nicht erkannt. Anschließend äußern die Gössel wieder die Wi-Laute mit Halsvorstrecken, dann bleiben sie zusammen, fressen, schlafen und putzen sich, wie sie es auch sonst tun, und stoßen Wi-Laute ohne Halsvorstrecken aus oder Schlaflaute.

Völlig anders verhält sich ein von Menschen aufgezogenes Gössel, wenn man es mit einem fremden etwa gleichgroßen zusammensetzt: in diesem Falle greift es entweder schweigend oder mit Weinlauten an, niemals ertönt dabei der Wi-Laut. Das Gössel sieht in diesem Fall den Fremdling zuerst scharf an, stutzt, dann streckt es den Hals vor — wie beim Wi-Laut mit Halsvorstrecken — und rückt dann, je nachdem, wie der Gegner handelt, zögernd oder schneller zum Angriff vor. Im letzteren Falle können alle oben geschilderten Angriffsbewegungen auftreten. Jedoch ist die Reaktionszeit zwischen den einzelnen Bewegungen stets länger. Meist flieht ein einzelnes fremdes Gössel vor dem in Nähe seiner Familie befindlichen Angreifer, ist es jedoch stärker, so greift es wieder an, und dann flieht im Extremfall der Angreifer. Niemals bleiben die beiden nach einer solchen Auseinandersetzung zusammen.

Nur selten kommt es vor, daß vor dem Sprossen des Konturgefieders Dunenjunge einen Fremdling gemeinsam angreifen. In diesem Fall vollzieht sich der Angriff so langsam wie oben geschildert, wird dabei aber von intensiven Wi-Lauten begleitet. Diese Art des Angriffs ist eigentlich für eine besondere Form des Gemeinschaftsangriffs erwachsener Gänse typisch, nämlich für das Gruppenrollen (S. 288).

3b. Vergleich

1. Vergleich der Formen

Bei den seltenen Geschwisterkämpfen werden Wi-Laute mit Halsvorstrecken genauso ausgeführt, wie es Gössel in der „Begrüßungssituation“ ihren Eltern und Geschwistern gegenüber tun. Die Geschwisterkämpfe treten sehr plötzlich auf und unterscheiden sich dadurch von den Angriffen gegen fremde Gössel, die genau wie bei adulten Tieren einer gewissen Anlaufzeit bedürfen und bei denen längere Pausen zwischen den oben beschriebenen Angriffsbewegungen auftreten. Abgesehen von den Gemeinschaftsangriffen, die Gössel dieses Alters jedoch nur selten ausführen — und die später besprochen werden sollen (S. 263) — ist der Angriff gegen ein fremdes Gössel s t e t s t u m m. Die Angriffe gegen Geschwister werden hingegen von Wi-Lauten begleitet.

Halsvorstrecken beim Angriff und mit Wi-Laut werden in der gleichen Weise ausgeführt.

2. Vergleich der auslösenden Situationen

Die Situation, die Angriffsverhalten auslöst, unterscheidet sich deutlich von der, die Wi-Laut mit Halsvorstrecken auslöst: sie besteht in der Annäherung eines fremden etwa gleich-großen Gössels.

Daß Geschwister in seltenen Fällen auch von ihren Geschwistern angegriffen werden, kann nicht auf die Reizsituation „Geschwister“ zurückgeführt werden, da diese sonst stets Wi-Laute auslöst.

Größere fremde Gössel lösen häufig Flucht aus. Wenn sie trotzdem angegriffen werden, ist der Angriff von Weinlauten begleitet. Diese treten ja auch bei sonstigen Störungen auf. Erwartungsgemäß hört das Weinen sofort auf, wenn das fremde Gössel flieht.

3. Vergleich der zeitlich korrelierten Verhaltensweisen

Den Geschwisterkämpfen folgen Wi-Laute mit Halsvorstrecken, genau wie bei einer „Begrüßung“, und die Gössel bleiben anschließend zusammen. Hingegen schließen sich fremde Gössel nach einem Kampf *n i e m a l s* zusammen, sondern meiden einander.

3c. Zusammenfassung und Folgerungen

Da alle Angriffsarten sich sowohl formal bezüglich der Laute, als auch in Beziehung zu Auslösesituationen und zeitlich korrelierten Verhaltensweisen deutlich vom Wi-Lautverhalten unterscheiden, ist zu vermuten, daß beide Verhaltensweisen auch verschieden motiviert sind.

Eine Ausnahme bilden die sporadisch auftretenden Geschwisterkämpfe, bei denen Wi-Laut- und Angriffsverhalten zusammen auftreten. Die naive Deutung, daß sich die Geschwister „geirrt“ hätten, genügt nicht, um den Sachverhalt zu klären, da sich die Angriffsbewegungen gegen Geschwister klar von denen gegen Fremde unterscheiden.

Die nächstliegende Erklärung für das Auftreten von Kampfhandlungen bei Geschwistern ist folgende: bei Jungtieren tritt eine Anzahl von Verhaltensweisen — wie z. B. Balzbewegungen junger Hühnervögel, Bewegungen der Flucht und der Feindabwehr bei jungen Hühnern, Enten und Gänsen — ohne die adäquate auslösende Reizsituation auf: diese Verhaltensweisen zeichnen sich außerdem durch ihre Seltenheit und den raschen, fast „automatenhaften Ablauf“ aus. In solchen Fällen liegt die Annahme nahe, daß die innere Bereitschaft zu diesen Verhaltensweisen früher heranreift als ihr Auslösemechanismus. In unserem Beispiel sprechen die Plötzlichkeit dieser Angriffe und die Seltenheit mit der sie hervorbrechen, sowie ihr automatenhafter Ablauf ebenfalls für diese Deutung. Angriffsbewegungen sind in der Tat schon sehr früh ausgebildet: bei von Menschen aufgezogenen Gösseln treten sie schon in den ersten Tagen auf.

Wie nach einer räumlichen Trennung vom Partner folgt auf die Geschwisterkämpfe der Wi-Laut mit Halsvorstrecken. Was immer die Motivation des mit Wi-Lauten gekoppelten Angriffs auf ein Geschwister sein mag, so wirkt er sich wie eine Unterbrechung des Kontaktverhaltens aus: Es wurde ja schon erwähnt (S. 257), daß jede Aktivierung einer anders motivierten Verhaltensweise nach ihrem Abklingen von Wi-Lauten ohne Halsvorstrecken gefolgt ist. Diese Aktivierung läßt sich wahrscheinlich dadurch erklären, daß der Partner „neu in Erscheinung tritt“. Wie weit dieser Kontrasteffekt durch eine Empfindlichkeitssteigerung gegen die auslösende Reizsituation und inwieweit durch eine Erhöhung der inneren Bereitschaft zur Bewegungsweise (Stauung) zu erklären ist, läßt sich nicht entscheiden.

III. Verhalten der Gössel während der Mauser ins Konturgefieder (ca. 20.—60. Tag)

1. Beschreibung¹

Wie (S. 255) beschrieben, äußern schon im Alter von einigen Tagen die kleinen Dunenjungen, wenn die Eltern sich zum Angriff von ihnen entfernen, nicht mehr wie anfänglich den Weinlaut, sondern rennen mit vorgestrecktem Hals und Wi-Lauten hinter ihnen her, um dann die zurückkehrenden Eltern mit noch intensiverem Wi-Lautverhalten zu begrüßen. Mit der Mauser ins Konturgefieder verändert sich der Wi-Laut in zweifacher Weise: er nimmt an Silbenzahl zu und klingt, da der Stimmbruch eintritt, allmählich immer tiefer (Abb. 12).

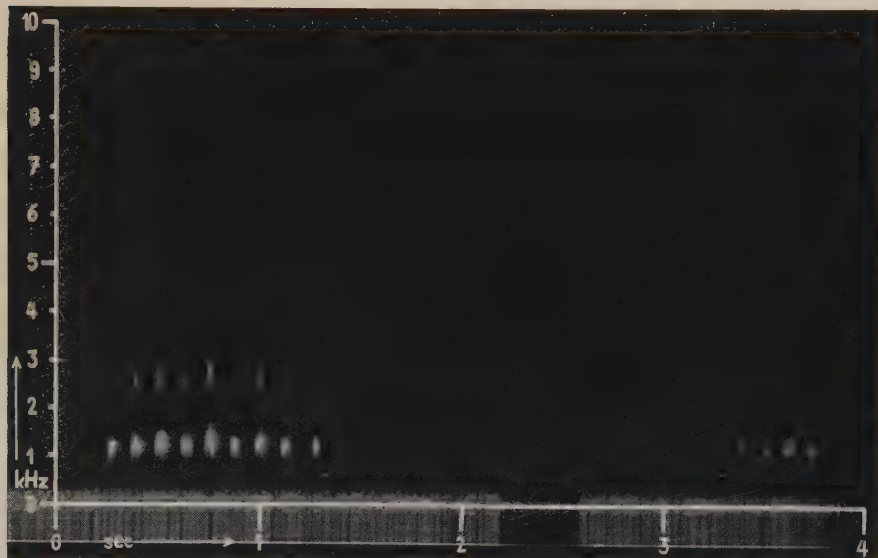


Abb. 12: Tonspektrogramm: Wi-Laut mit Halsvorstrecken von 34-Tage-altem Gössel; Aufnahme vom 29. 7. 63; Grundton 0,8—1,5 kHz; Silbenzahl 4—9

Mit zunehmendem Alter, ungefähr vom 30. Tage an, beginnen sich die Gössel aktiv an den Angriffen der Eltern zu beteiligen. Zunächst beißen sie die von den Eltern vertriebenen und fliehenden Gegner. Etwas später greifen sie dann schon ohne Eltern solche Gänse an, die bereits von ihrer Familie oftmals vertrieben wurden³⁾. Bei diesen Gemeinschaftsangriffen äußern die jungen Gänse Wi-Laute. Das tun ja auch schon Dunenjunge in den seltenen Fällen, in denen sie gemeinsam ein fremdes Gössel angriffen (S. 261).

Diese Form des Angriffs ist nun während (und nach) der Mauser ins Konturgefieder bei weitem die häufigste. Selbst wenn — was zunächst nur selten vorkommt — sich eine junge Gans vorübergehend aus dem Familienverband absondert und allein angreift, äußert sie dabei zunächst weiterhin Wi-Laute. Allmählich aber, wenn sie öfter selbständig angreift, verschwinden die begleitenden Wi-Laute.

³⁾ Bei einzelnen handaufgezogenen Gösseln kann man sehr deutlich zeigen, wie das Tier zunächst vor allen anderen Gänsen flieht, diese jedoch — und zwar auch die ranghöchsten — vertreibt, nachdem sie vor seinen Augen vom Pfleger vertrieben wurden.

Bei von Menschen aufgezogenen Gösseln, die einzeln angreifen, werden die Angriffe stets schweigend ausgeführt (S. 261). Auch auf dieser Entwicklungsstufe wurden — wenn auch sehr selten — Kampfhandlungen zwischen Geschwistern beobachtet. Allerdings unterscheiden sich diese grundsätzlich von den Kämpfen zwischen Dunenjungen: In der Zeit der ersten selbständigen Angriffe setzen sich die Gössel nämlich viel mehr den Angriffen fremder Gänse aus als früher. Dementsprechend sind ihre Reaktionen gegen jede mit vorgestrecktem Hals und Wi-Lauten auf sie zukommende Gans verschieden. Fremde Gänse lösen je nach Rangordnungsbeziehung zur Familie Angriff bzw. Flucht aus, Familienangehörige Wi-Laut mit Halsvorstrecken. In seltenen Fällen, besonders dann, wenn das Gössel sehr eifrig weidet, sich putzt oder schläft, fährt es plötzlich hoch und greift das zurückkehrende Geschwister an. Dieses weicht daraufhin aus oder beißt zurück, stets aber in sichtlich „gehemmter“ Weise. Diese Auseinandersetzungen enden immer damit, daß beide Geschwister intensiv Wi-Laute ausstoßen und den Hals heftig direkt aufeinander zustrecken, wie es Gössel bis zu diesem Alter tun. Einige Male wurde dabei jedoch das erste Auftreten einer neuen Orientierung des Halsvorstreckens beobachtet, die später zur Regel wird und für das soziale Verhalten der Graugans von größter Bedeutung ist. Das zurückkommende und vom Geschwister angegriffene Gössel beißt in solchen Fällen nicht zurück, sondern fährt unbeirrt darin fort, Wi-Laute auszustoßen und den Hals vorzustrecken, aber nicht wie bisher üblich, dem Partner direkt entgegen, sondern seitlich an ihm vorbei. Darauf stellt der Partner seinen Angriff sofort ein und stimmt in die Wi-Laute ein, indem er ebenfalls den Hals nunmehr seitlich an seinem Gegenüber vorbeistreckt.

Diese neu orientierte Bewegung, die mit vielsilbigen, schnell hintereinander geäußerten und mit dem Stimmbruch tiefer gewordenen Wi-Lauten gekoppelt ist, nenne ich das *Schnattern* (Abb. 13). Es löst in der Onto-

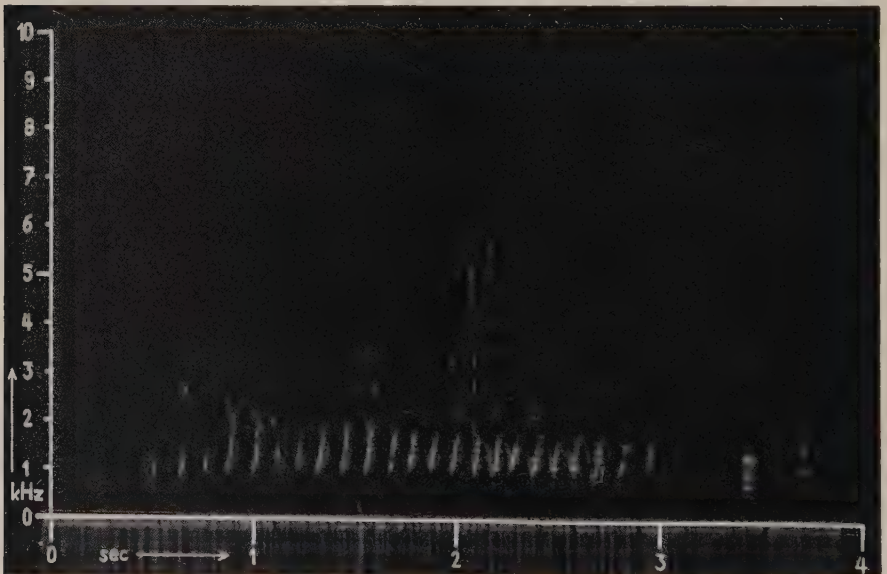


Abb. 13: Tonspektrogramm: *Schnattern* von 62-Tage-altem Gössel; Aufnahme vom 10. 7. 63; Grundton 0,9—2,0 kHz; Silbenzahl 23

genese aller jungen Gänse zum Zeitpunkt der Mauser ins Konturgefieder die als Wi-Laut mit Halsvorstrecken bezeichnete Verhaltensweise ab, bei der der Hals direkt auf den Partner zeigte. Auch bei von Menschen einzeln aufgezogenen Gösseln, bei denen während der gesamten Aufzucht keine Gelegenheit zu Geschwisterkämpfen geboten wurde, tritt im entsprechenden Alter plötzlich bei der Wiedervereinigung mit dem Partner die charakteristische Abweichung des Halses, also das Schnattern auf (Abb. 14). Je häufiger die Tiere miteinander schnattern, um so besser halten sie zusammen.

Wi-Laute ohne Halsvorstrecken äußern die jungen Gänse weiterhin, wenn sie gemeinsam weiden oder sich putzen. Auch diese Laute sind mit Stimmbruch tiefer geworden und haben an Silbenzahl zugenommen. HEINROTH (1910) nannte sie Stimmföhlungs-laute⁴).



Abb. 14: Schnattern eines Gössels mit seiner Mutter (zur Zeit der Mauser ins Konturgefieder)



Abb. 15: Bildserie von sexuellen Verhaltensweisen: a) Bogenhals und Halseintauchen eines ♂ (rechts), b) das ♂ besteigt das ♀, c) Kopulation, d) Kopulationsnachspiel des ♂

⁴) HEINROTH nannte diese Laute Stimmföhlungs-laute, weil es aussieht, als hielten die Tiere, die in einer sozialen Gemeinschaft leben, den Kontakt damit aufrecht.

Sexuelles Verhalten, das durch besonders charakteristische leicht wiedererkennbare Verhaltensweisen wie Bogenhals, Halseintauchen und Kopulation (Abb. 15) gekennzeichnet ist, kann besonders bei von Menschen aufgezogenen Gösseln zu diesem Zeitpunkt schon vereinzelt auftreten: die Gössel tauchen beim Schwimmen unvermittelt den Hals ins Wasser, in der gleichen Weise wie adulte Tiere vor der Kopulation. Dies tun die Gössel meistens, wenn man mit ihnen zusammen schwimmt. Kümmernde, untergewichtige, sich langsam entwickelnde junge Gänse zeigen sexuelle Verhaltensweisen besonders früh und häufig. Dagegen ist bei solchen Tieren das Kontaktverhalten unterentwickelt. Sie folgen ihrem Pfleger schlechter und äußern entsprechend weniger häufig den Wi-Laut mit Halsvorstrecken, bzw. schnattern weniger als gesunde, von Menschen aufgezogene Gänse.

2. Vergleich

2a. Vergleich der Formen

Bewegungsweisen und Lautgebung des Wi-Lautes mit Halsvorstrecken beim gemeinsamen Angriff und bei der Wiederaufnahme des Kontaktes mit dem Partner sind gleich.

Das Schnattern unterscheidet sich durch die Neuorientierung deutlich vom Wi-Laut mit Halsvorstrecken. Die Lautäußerungen der beiden Verhaltensweisen gehen kontinuierlich ineinander über. Das Schnattern ist mit dem Stimmföhlungslaut durch eine einzige Ähnlichkeitsreihe von Bewegungen und Lauten verbunden, ganz so, wie sie zwischen Wi-Laut mit und ohne Halsvorstrecken besteht. Solange die Gemeinschaftsangriffe anhalten, bleiben hier Bewegungsweise und Lautäußerung unverändert (S. 261). Das gleiche gilt für die selten auftretenden Einzelangriffe mit Wi-Lauten.

Ebenso ist der Einzelangriff ohne Lautäußerung vom entsprechenden Verhalten der kleinen Gössel nicht zu unterscheiden (S. 261).

Sexuelle Verhaltensweisen unterscheiden sich eindeutig von allen anderen hier besprochenen Verhaltensweisen.

2b. Vergleich der auslösenden Situationen

Bei der soeben geschilderten Entwicklung des Verhaltens verändern sich auch die auslösenden Reizsituationen schrittweise: Während (S. 255) beim kleinen Gössel der Wi-Laut mit Halsvorstrecken vorwiegend bei Wiederaufnahme des Kontaktes mit den zurückkehrenden Eltern ausgelöst wird, ruft ihn bald schon das Wegrennen der angreifenden Eltern gewissermaßen vornehmend hervor. Noch später in der Entwicklung zeigt das Gössel dieses Verhalten, während es zusammen mit den Eltern oder Geschwistern angreift und schließlich, dies aber nur während einer kurzen Zeit, wenn es selbständig kämpft.

Gleichzeitig bleibt die Situation der Wiedervereinigung mit dem Partner unverändert wirksam.

Ebenso bleibt die Situation, die den stummen Einzelangriff auslöst — also das Auftreten einer fremden, etwa gleichgroßen Gans — von den ersten Lebenstagen des Gössels an unverändert.

Während der Wi-Laut mit Halsvorstrecken vor seiner Neuorientierung in zwei Situationen ausgelöst werden konnte, 1. bei der Wiederaufnahme des Kontaktes zum Partner und 2. beim gemeinsamen Angriff auf einen Gegner, ist das Schnattern jetzt nur in der ersten Situation, das auf den Gegner gezielte Halsvorstrecken nur in der zweiten auslösbar. Fremde Gänse lösen, solange die jungen Gänse im Familienverband leben, weiterhin den gemeinsamen Angriff mit gerade auf den Gegner zugestrecktem Hals und den tiefer und vielsilbiger gewordenen Lauten aus.

Die Situationen, die sexuelle Verhaltensweisen hervorrufen, sind von denen, die Wi-Laute mit Halsvorstrecken hervorrufen, völlig verschieden: jene können 1. ohne ersichtliche Außenreize auftreten, wie es für unreife Verhaltensweisen charakteristisch ist (S. 262), und 2. werden sie bei von Menschen aufgezogenen Gösseln oft dadurch hervorgerufen, daß der beim Schwimmen vor der Gans flach im Wasser liegende Mensch für die Gans eine „überoptimale“ Reizsituation für sexuelle Reaktionen bildet.

2c. Vergleich der zeitlich korrelierten Verhaltensweisen

Im Anschluß an das Schnattern bleiben die jungen Gänse genau wie nach dem Wi-Laut mit Halsvorstrecken mit ihrem Partner zusammen. Je öfter der Kontakt unterbrochen wird, um so häufiger tritt das Schnattern auf und um so intensiver ist der Zusammenhalt der Partner (S. 257).

3. Zusammenfassung und Folgerungen

Im vorigen Kapitel wurde vermutet, daß Wi-Laut mit Halsvorstrecken und Angriffsverhalten verschieden motiviert sind. Das in diesem Abschnitt beschriebene gemeinsame Auftreten von beiden Verhaltensweisen scheint dieser Folgerung zu widersprechen. Es ist jedoch möglich, daß an der Verbindung beider Verhaltensweisen Lernvorgänge beteiligt sind. Folgende Hypothese liegt nahe: Zunächst tritt der Wi-Laut mit Halsvorstrecken als unbedingte Reaktion auf die Rückkehr der Eltern auf. Später wird diese Reaktion vorweggenommen, und sie tritt schon auf, wenn die Eltern zum Angriff weglaufen. Schließlich erscheint die Verhaltensweise als bedingte Reaktion bei jedem Gemeinschaftsangriff und gelegentlich sogar bei Einzelangriffen.

Die Wahrscheinlichkeit, daß sich der Wi-Laut mit Halsvorstrecken durch Assoziationsvorgänge mit Angriffsverhalten verbindet, wird dadurch vergrößert, daß die jungen Gänse überhaupt eine große Lernfähigkeit haben. Wie (S. 263) geschildert, vollbringen sie ja schon in einer früheren Entwicklungsphase die erstaunliche Leistung, eine erhebliche Anzahl anderer Gänse nicht nur persönlich wiederzuerkennen, sondern auch zu behalten, welche von ihnen in der Rangordnung über und unter den Eltern steht.

Sehr stark wird die hier entwickelte Hypothese durch Befunde an einzeln von Menschen aufgezogenen Gänsen gestützt: solche Tiere greifen stets schweigend an. Angewandt auf dieses wie auf das vorige Entwicklungsstadium, führt unsere Methode also zu demselben Ergebnis: an der Verursachung des Wi-Lautes mit Halsvorstrecken ist keine aggressive Motivation beteiligt.

Diese Schlußfolgerung steht im Gegensatz zu LORENZ' Ansicht, der auf Grund der soeben besprochenen Verknüpfung dieser beiden Verhaltensweisen und des später zu besprechenden Gruppenrollens (S. 288) annahm, der Wi-Laut mit Halsvorstrecken würde u. a. auch vom Angriffstrieb gespeist.

Wie aus der Motivationsanalyse eindeutig hervorgeht, sind die inneren Bereitschaften zu sexuellen Verhaltensweisen und zum Wi-Laut mit Halsvorstrecken völlig unabhängig voneinander. In einer einzigen Hinsicht besteht eine negative Korrelation zwischen beiden Verhaltensweisen: Kränkliche oder kümmernde Tiere äußern sehr viel weniger Wi-Laut mit Halsvorstrecken als gesunde Tiere, zeigen aber früher und häufiger sexuelles Verhalten als diese. Diese Zusammenhänge bedürfen noch einer weiteren Analyse. Jedoch ergibt sich aus dem bisher Gefundenen, daß am Wi-Laut mit Halsvorstrecken auch keine sexuelle Motivation beteiligt ist.

Der Vergleich nach unserer Methode ergibt ferner:

1. daß Schnattern und Wi-Laut mit Halsvorstrecken die gleiche Motivation haben und 2., daß sich das Schnattern aus dem Wi-Laut mit Halsvorstrecken entwickelt.

Zur Funktion: Die Neuorientierung des Halses ist sicher arterhaltend sehr wichtig, da die Halsstellung beim Wi-Laut mit Halsvorstrecken und bei Angriffen sehr ähnlich ist und deshalb sehr leicht Angriffe herausfordert. In diesem Fall macht sich die von LORENZ (S. 248) vermutete aggressionshemmende Wirkung bemerkbar.

Für die Entstehung dieser Neuorientierung gibt es zwei Möglichkeiten:

1. sie kann in der Ontogenese der Gänse durch Versuch und Irrtum erlernt werden.
2. sie kann in der Phylogenese erworben sein.

Für die 2. Hypothese spricht, daß auch einzeln von Menschen aufgezogene Gössel, bei denen niemals Angriffe auf Geschwister auftraten, trotzdem zu schnattern anfangen, wenn sie ins Konturgefieder wechselten.

Die bereits bei den kleinen Gösseln wirksame Funktion des Wi-Lautes mit Halsvorstrecken, den Zusammenhalt der Familie zu sichern, wird mit dem Heranwachsen der Gössel auf folgende Weise gefestigt. Da die Gössel nach jeder Unterbrechung des Kontaktes, also auch nach dem Angriff der Eltern, den Wi-Laut mit Halsvorstrecken äußern, steigert das Angriffsverhalten die Häufigkeit des Wi-Lautverhaltens. Wie S. 257 und S. 267 ausgeführt, wird der Zusammenhalt der Partner um so enger, je öfter und heftiger die Tiere einer Gruppe miteinander das Wi-Lautverhalten zeigen.

IV. Verhalten der Junggänse bis zur Paarbildung

1. Beschreibung

Die jungen Gänse bleiben bis zur nächsten Brut bei den Eltern und nehmen in der Rangordnung die gleiche Stellung ein wie sie. Sie schnattern nur ihren Familienangehörigen gegenüber, besonders jedesmal dann, wenn sie nach einer kurzen Trennung wieder zu ihrer Familie zurückkehren. Nach Beendigung des Stimmbruchs werden die Laute noch tiefer, sonst bleibt die Verhaltensweise unverändert. Der dem Wi-Laut ohne Halsvorstrecken (S. 265) entsprechende Stimmföhlungs-laut⁵⁾ der adulten Tiere ist 2—3silbig, sehr leise und nach Beendigung des Stimmbruchs ebenfalls tiefer. Er wird in der gleichen Situation geäußert wie früher der Wi-Laut ohne Halsvorstrecken (S. 253).

Außerdem erscheinen nun neue Lautäußerungen: Wenn sich die Gänse in Bewegung setzen, nimmt der Stimmföhlungs-laut eine andere Tonqualität an; die hohen Obertöne treten etwas zurück. In gleichem Maße verändert sich die Rhythmik: die einzelnen Laute rücken auseinander, und die Zahl der zu einer Gruppe vereinten Laute vermehrt sich. Die Aufeinanderfolge der Lautgruppen wird schneller, d. h. die Pausen werden kürzer. Diese Veränderungen sind mit den Intentionen der Gans korreliert, gehend oder schwimmend den Ort zu verlassen. Diese Lautäußerung wird deshalb *Fortgehlaut*⁶⁾ (Abb. 16) genannt. Wenn die Gänse sehr eilig fortwollen, werden sehr lange, ununterbrochene Serien von Lauten geäußert, und die nunmehr sehr scharfen, kurzen Einzellaute rücken weit auseinander. Diese Form hört man unmittelbar vor dem Auffliegen. Deshalb wird dieser Laut als *Auffliegelaut* bezeichnet, obgleich er nicht scharf von dem soeben beschriebenen Fortgehlaut abgegrenzt ist.

Stimmföhlungs-laute können sowohl in Fortgehlauten als auch in Schnattern übergehen. Bei geringer Lautstärke können die Stimmföhlungs-laute in jeder beliebigen Körperhaltung geäußert werden. Gehen sie in Fortgehlauten über, so wird dabei der Kopf allmählich immer höher gehoben. Will die Gans ab-

⁵⁾ Tonspektrogramme von Stimmföhlungs- und Auffliegelaut konnten wegen technischer Schwierigkeiten nicht hergestellt werden.

⁶⁾ HEINROTH (1910) beschrieb und benannte diese und alle folgenden Lautäußerungen.

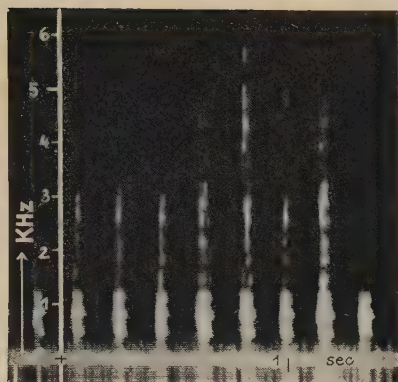


Abb. 16: Tonspektrogramm: *Fortgehlaut* einer adulten Graugans; Aufnahme vom 20. 3. 60; Grundton 0,4—1,3 kHz; vielsilbig; das Tonspektrogramm stellt nur einen Ausschnitt dar

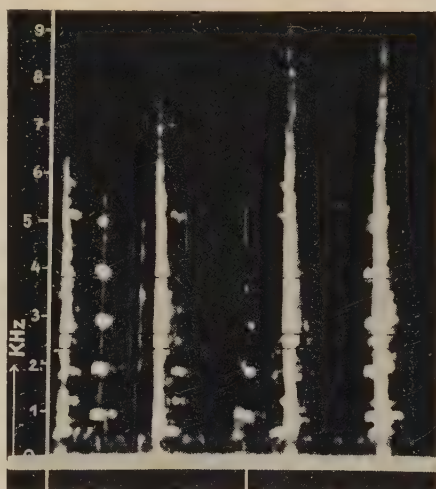


Abb. 18: Tonspektrogramm: *Warnlaut* einer adulten Graugans; Aufnahme vom 27. 6. 64; Grundton nicht feststellbar, da Obertonverhältnisse nicht klar zu erkennen

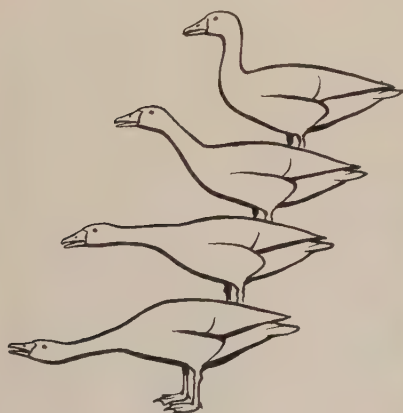


Abb. 17: Formenreihe *Stimmföhlungs-laut* — *Schnattern* (von oben nach unten)

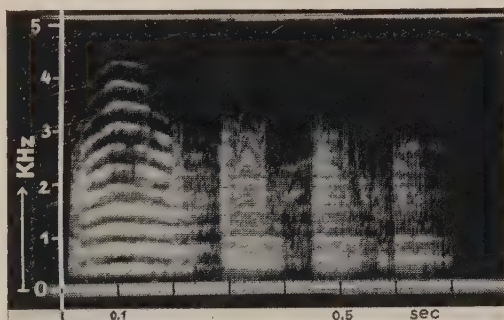


Abb. 19: Tonspektrogramm: *Distanz-laut* einer adulten Gans; Aufnahme vom 10. 7. 63; Grundton 0,2—0,5 kHz; 11 Obertöne; 4silbig

fliegen, so steht sie mit steil emporgestrecktem Hals da, wobei die Längsachse des Kopfes ziemlich horizontal steht, die des Körpers vorne sogar etwas nach abwärts zeigt, da sich die Gans zum Absprung vom Boden etwas duckt. Gleichzeitig werden die Flügelbuge aus den Tragfedertaschen genommen und der Kopf wiederholt seitlich geschüttelt.

Geht der Stimmföhlungs-laut in Schnatterlaute über, so nimmt die Gans die in Abb. 17 abgebildete Schnatterhaltung ein. Je lauter und vielsilbiger die Laute dabei geäußert werden, desto stärker wird der Hals nach vorne ausgestreckt.

Der *Warn-laut* (Abb. 18) wird bei jeder Beunruhigung, sei es durch artfremde Feinde oder durch erschreckendes Unbekanntes, ausgestoßen: ein kurzer, abgehackter, hoher, einsilbiger Laut, der entweder nur einmal oder in

regelmäßigen Abständen erklingt. Die Abstände sind länger als bei den anderen Serienlauten. Warnlautserien können fließend in Serien von Auffliegelaute übergehen.

Wie bei intensiven Fortgeh- und Auffliegelaute ist der Hals auch beim Warnlaut stets lotrecht nach oben gestreckt. Doch ist dabei wie beim *Sichern* (Abb. 24), einer Bewegung, die dem Warnlaut häufig vorausgeht, auch der Körper aufgerichtet; die Gans sucht ein weites Blickfeld zu gewinnen und schaut nach allen Seiten bzw. auf die bereits gesichtete Quelle der Beunruhigung. Ist diese Störung sehr stark, so kann die Gans sofort auffliegen, schüttelt zuvor jedoch niemals mit dem Kopf wie beim Auffliegelaute.

Auf den Warnlaut einer Gans hin sichern alle anderen und stimmen in ihn ein. Die Reaktion der anderen Gänse ist auf die Intensität der Warnung sehr fein abgestimmt: ein einziger, aber sehr lauter und scharfer Warnlaut eines einzigen Tieres kann die ganze Schar zu wilder Flucht bringen.

Hat sich ein Familienmitglied weit von seiner Gruppe entfernt, äußert es den *Distanzlaut* (Abb. 19), einen hohen, sehr lauten, meist 2—3 silbigen Schrei, dessen erste Silbe deutlich betont ist; bei sehr hoher Intensität schlägt dabei die Stimme über. Die Körperstellung entspricht der des *Sicherns*, die Gans blickt hochaufgerichtet suchend umher.

Auf diesen Ruf antwortet gewöhnlich nur der Partner, woraufhin einer der beiden Partner zum anderen hinfliegt bzw. -schwimmt oder -geht. Fremde, nicht zur Familie gehörende Gänse reagieren meist auf den Distanzruf nicht. Wenn eine fremde Wanderschar am Himmel erscheint und Distanzlaute ruft, können jedoch auch partnerlose Tiere darauf antworten.

Die Distanzlaute haben eine größere interindividuelle Variationsbreite als andere Laute. Auch der menschliche Beobachter kann eine ganze Reihe von Individuen an ihren Distanzrufen erkennen.

Manchmal wird der Distanzlaut auch von Tieren geäußert, die, wenn sich ihre Familie entfernt, wegen körperlicher Behinderung zurückbleiben müssen. In diesem Fall kann der Distanzruf in den langgezogenen, vibrierenden *Jammerlaut* übergehen. Sonst hört man den Jammerlaut nur von Gänsen, die von anderen sehr heftig gebissen werden, die man mit der Hand greift, oder in extremer Lautstärke und Dauer von verwundeten oder von Raubtieren gefaßten Gänse. Auf den Jammerlaut reagieren fremde Gänse entweder mit Fluchtverhalten oder mit Hassen (mobbing reaction).

Der nach dem Stimmbruch völlig anders klingende Weinlaut wird jetzt immer seltener. Er tritt sowohl an Stelle des Distanz- als auch des Jammerlautes auf. Gelegentlich ist er durch Übergänge mit dem Jammerlaut verbunden.

In diesem Lebensabschnitt verschwinden die Gemeinschaftsangriffe völlig, die Gänse greifen von nun ab stets einzeln und schweigend an, wie sie es auch früher schon gelegentlich taten (S. 261 und S. 264). Der Hals ist dabei gerade auf den Gegner gerichtet. Wenn der Gegner nicht flieht, wird er aus dieser Haltung heraus gebissen oder gepackt. Außer diesem geraden Vorstrecken gibt es aber auch noch ein vielfach abgestuftes System von Halsstellungen. Viele dieser Halsstellungen sind Drohbewegungen, die nach TINBERGEN (1952) aus einem Konflikt zwischen Angriffs- und Fluchtverhalten entstanden sind. In der Tat ergab eine unveröffentlichte Arbeit über die Drohbewegungen der Graugans, daß diese u. a. sowohl vom Angriffs- als auch vom Fluchtverhalten bestimmt werden. Hier sei nur der in diesem Zusammenhang wichtige Befund erwähnt und durch Abb. 20 belegt, daß die Form der Hals-

stellungen nicht nur von dem Mischungsverhältnis der beteiligten Motivationen abhängt, sondern auch von deren absoluter Stärke. Aus dem Vergleich der horizontalen Reihen (in Abb. 20) geht hervor, daß sich die einzelnen Halsstellungen keineswegs in einer eindimensionalen Ähnlichkeitsreihe einordnen lassen. Hingegen tritt beim Schnattern, wie Abb. 17 belegt, nur eine einzige Formenreihe auf.

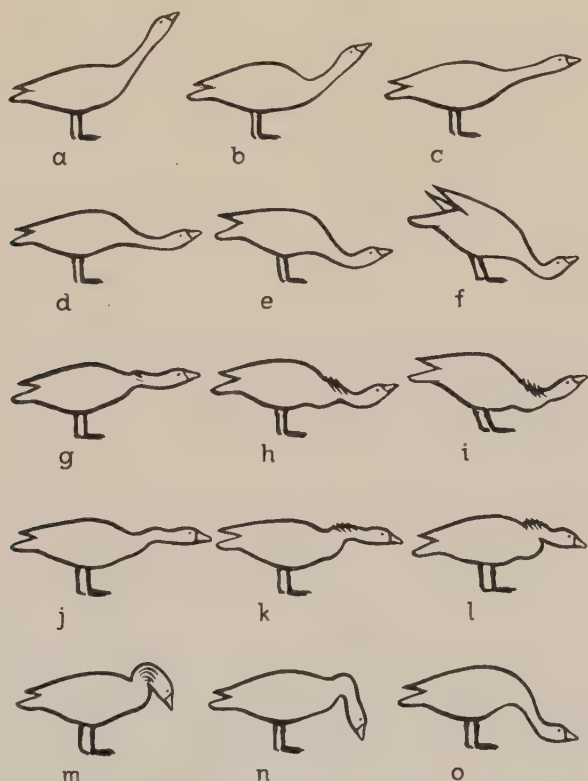


Abb. 20: Droggesten der Graugans nach Ähnlichkeiten geordnet. d—l zeigen Angriffs-Flucht-Konflikte, in a, b, c und m, n, o kommen noch andere Motivationen hinzu. Von d nach f, g nach i und j nach l nimmt die Fluchtbereitschaft relativ zu. Von d über g nach j sinkt die absolute Angriffsbereitschaft

Sexuelle Verhaltensweisen wie Halseintauchen und Intentionsbewegungen zur Kopulation treten bei Gänsen des in Rede stehenden Alters nur vereinzelt und in der (S. 266) geschilderten Weise unvermittelt auf, manchmal auch ausgelöst durch das Verhalten adulter Tiere. Wenn sich die Eltern im Frühjahr wieder begatten, schwimmen die jungen Gänse dicht hinzu und führen ebenfalls sexuelle Bewegungen aus. Die Eltern, besonders der Vater, beißen dann die Jungen und verjagen sie. Die aktiven, meist die ♂♂, die früher und häufiger stören, werden zuerst verjagt. Da die Geschwister, dem Beispiel der Eltern folgend oft ebenfalls angreifen, werden die Jungen eins nach dem anderen einzeln aus der Familie ausgestoßen, was zur Folge hat, daß sie auch untereinander den Zusammenhalt verlieren. Die jungen Tiere leben dann allein in der Schar ohne Anschluß an andere Gänse. Ihr Verhalten unterscheidet sich nunmehr deutlich von dem der Tiere im Familienverband: die Gänse sind viel weniger aktiv, schnattern nicht mehr und greifen nicht an, wodurch sie sofort in der Rangordnung sinken. Sie nehmen nun fast dauernd die Duckmäuser-

haltung (Abb. 21) ein. Allmählich aber suchen diese vereinsamten Tiere Anschluß an andere. Die Form, in der sie das tun, ist bei ♀♀ und ♂♂ recht verschieden. Die ♀♀ neigen mehr zu passivem Herumstehen, die ♂♂ pflegen aktiv suchend umherzulaufen. Bei der Annäherung an andere Gänse zeigen sie (in diesem Alter allerdings fast nur die ♂♂) den sogenannten Winkelhals (Abb. 22). Sie vermeiden dabei, an Gruppen oder sehr aktive Einzeltiere heranzukommen, von denen sie sofort gebissen und vertrieben werden, sondern



Abb. 21: Duckmäuserhaltung



Abb. 22: Winkelhals

nähern sich in dieser Stellung nur anderen vereinsamten Gänsen. Der Winkelhals wirkt ähnlich wie die Duckmäuserhaltung angriffshemmend; Gänse werden in dieser Haltung weniger bzw. erst bei stärkerer Annäherung angegriffen, als wenn sie in aufrechter Haltung herankämen. So sucht das ♂ solange, bis er auf ein Tier stößt, das seine Werbung weder zurückweist noch vor ihm flieht; und das ist meist ein ♀. Manche Tiere können jahrelang nach Anschluß suchen, indem sie immer wieder auf verschiedene Artgenossen den Winkelhals richten. Allerdings werden ♂♂, die mehrmals von stärkeren Gänsen abgewiesen wurden, allmählich immer scheuer und weichen schließlich allen anderen Tieren aus. Ihr Verhalten wird teilnahmslos; sie benehmen sich wie kranke Tiere. Treffen sie jedoch einmal auf einen ähnlichen, ebenso sehr vereinsamten Artgenossen, so machen sie wieder den Winkelhals. Ein ähnliches Verhalten zeigten die KH-Gänse, die nach der Mauser ins Konturgefieder in die Gänseschar entlassen wurden. Sie liefen in der Duckmäuserhaltung scheu umher und wichen allen anderen Tieren aus. Der Winkelhals trat bei einem von ihnen vom zweiten Lebensjahr an sehr häufig auf; bei den anderen Tieren wurde er nicht beobachtet. Sie griffen sehr selten an und dann auch fast ausschließlich Enten. Die Tiere sind bis jetzt (nach 4,2 und 1 Jahren) ohne Anschluß und schnattern nie. Eine Ausnahme wurde bei einem dreijährigen KH beobachtet, der bei intensivem Trg anderer Gänse den Hals plötzlich ungerichtet vorstreckte und schnatterte. Stimmföhlungs-laute treten jedoch bei diesen partnerlosen Tieren genauso häufig auf wie bei anderen.

Die vom Menschen oder von Attrappen aufgezogenen Gössel bleiben auch weiterhin mit den Ziehgeschwistern zusammen und zeigen dann weder Duckmäuserhaltung noch Winkelhals. Sehr häufig treten in solchen Geschwisterscharen Verpaarungen zwischen ♂♂ auf.

2. Vergleich

2a. Vergleich der Formen

Die Unterschiede zwischen Stimmföhlungs-laut und Schnattern entsprechen genau denen zwischen Wi-Laut ohne und mit Halsvorstrecken, aus denen sie sich entwickelt haben.

Die mit Lokomotion gekoppelten Fortgehlauten, die sich ebenfalls aus dem Wi-Laut ohne Halsvorstrecken entwickeln und auch weiterhin durch fließende Übergänge mit dem Stimmföhlungs-laut verbunden bleiben, unterscheiden sich von diesem nicht nur durch die (S. 268)

beschriebenen Unterschiede in Rhythmus und Tonlage, sondern vor allem auch durch die begleitende Halshaltung. Während beim Übergang von Stimmföhlungs- in Schnattern der Hals immer mehr vorgestreckt wird und sich der Waagerechten nähert, ragt er mit zunehmender Intensität der Fortgeh- bzw. Aufliedelaute immer steiler empor, und dann gleicht die gesamte Körperhaltung der beim Sichern.

Der stets in Sicherhaltung geäußerte Warnlaut erinnert durch seine kurze, abgehackte Form und sein Auftreten in langen Serien an den Fortgeh- und Aufliedelaut; nur sind die zeitlichen Abstände der Einzellaute noch größer als bei diesen.

Der Jammerlaut ist von Stimmföhlungs- und Schnatterlauten völlig verschieden. Ungeachtet des gelegentlichen Vorkommens von Mischformen unterscheidet er sich auch vom Weinlaut. Der Distanzlaut ähnelt dem Weinlaut darin, daß er höher und lauter ist als Stimmföhlungs- und Schnatterlaute, und weiterhin auch darin, daß die Gans dabei mit hochgerektem Hals umherblickt. Völlig kennzeichnend ist seine Silbenzahl und Betonung.

Das Schnattern unterscheidet sich von Angriffsbewegungen durch die Orientierung, da beim Schnattern ja immer am Partner vorbeigezielt wird. In der Haltung des Halses bestehen so große Übereinstimmungen, daß, im Profil gesehen, diese Verhaltensweisen oft nicht unterscheidbar sind. Insbesondere sind die Halshaltungen beim intensiven Angriff (Abb. 20) und beim gepreßten Schnattern (Abb. 34 unten b, S. 282) völlig gleich. Die anderen in Abb. 20 dargestellten Haltungen treten bei Gänsen in diesem Lebensabschnitt beim Schnattern nie auf.

2b. Vergleich der auslösenden Situationen

Das Schnattern wird nur vom Partner ausgelöst, und zwar (S. 266) nach einer Unterbrechung des Kontaktes. Stimmföhlungs- laute ohne Halsvorstrecken treten, wie bei kleinen Gösseln die Wi-Laute, ohne ersichtliche Ursache auf, wenn die Tiere in Ruhe weiden.

Die Lokomotionslaute (Fortgeh- und Aufliedelaute) werden durch alle Reizsituationen ausgelöst, auf welche die Gans mit Ortsveränderung reagiert. Im Gegensatz zu der Formenreihe, die von Stimmföhlungs- zu Schnatterlauten führt, ist die von Stimmföhlungs- zu Aufliedelaute führende von der Anwesenheit eines Geschwisters bzw. Elterntieres völlig unabhängig. Bei partnerlosen Gänsen und auch bei KH-Tieren sind diese letztgenannten Laute ebenso fest mit den Bewegungsweisen der Lokomotion gekoppelt wie bei im Familienverband befindlichen Tieren. Ebenso werden diese Laute sehr wirksam durch gleiche Laute von Artgenossen ausgelöst, gleichgültig, ob es sich um fremde oder zur Familie gehörige Gänse handelt.

Der Distanz- sowie der Jammerlaut werden bei jungen Gänsen durch zwei verschiedene Situationen ausgelöst, die bei kleinen Gösseln gleichermaßen Weinlaute hervorrufen: Sie äußern Distanzlaute, wenn sie vom Partner verlassen werden, und Jammerlaute in lebensbedrohenden Situationen, z. B. wenn sie vom Raubfeind gepackt werden.

Wenn die jungen Gänse aus dem Familienverband ausgestoßen worden sind, zeigen sie — ähnlich wie gerade geschlüpfte Gössel — Suchverhalten nach einem Partner. Im Unterschied zu den Gösseln, die sofort auf jede andere Gans und selbst Ersatzobjekte den Wi-Laut mit Halsvorstrecken richten, nehmen die jungen Gänse nur auf solche Tiere Bezug, die gleich ihnen die Duckmäuserhaltung eingenommen haben. Das Schnattern wird erst dann ausgelöst, wenn das Tier durch Annäherung mit dem Winkelhals Kontakt zu einem neuen Individuum gewonnen hat.

Ganz anders ist das Suchverhalten der Gänse, die — vorübergehend — von ihrem Partner getrennt sind; solche Tiere laufen suchend umher und äußern fast pausenlos den Distanzruf. Ihr Verhalten entspricht dem der Gössel, die, für kurze Zeit vom Partner getrennt, suchend mit Weinlauten umherlaufen.

2c. Vergleich der zeitlich korrelierten Verhaltensweisen

Auf das Schnattern folgt stets das Zusammensein mit dem Partner.

Auf die Lokomotionslaute folgt meistens eine gemeinsame Ortsveränderung aller oder doch der meisten anwesenden Gänse, wie auch auf die Warnrufe gemeinsame Flucht in gleicher Richtung erfolgt. Der hierdurch bewirkte Zusammenschluß zwischen nicht zur gleichen Familie gehörigen Gänsen besteht jedoch nur während der Lokomotion bzw. Flucht. Sowie sich die Tiere niederlassen, und zur Ruhe kommen, erlischt jeder Zusammenhalt zwischen ihnen. Auch schnattern sie niemals miteinander.

Dem Distanzlaut und dem damit verbundenen Suchen folgt, wenn es erfolgreich war, die Wiedervereinigung mit dem Partner und damit das Schnattern, in gleicher Weise wie auf das von Weinlauten begleitete Suchverhalten des kleinen Gössels Wi-Laute mit Halsvorstrecken folgen.

Auf die Angriffs- und Drohbewegungen folgt Angriff oder Flucht. Die an der Auseinandersetzung beteiligten Tiere meiden einander stets anschließend.

3. Zusammenfassung und Folgerungen

Das Schnattern bewirkt, daß die Familie zusammenhält. Da Schnatterpartner einander im Kampfe beistehen, hat dieser Zusammenhalt seinerseits zur Folge, daß bei Auseinandersetzungen mit der Umwelt alle gemeinsam schnatternden Partner dieselbe Rangstellung innerhalb der Gänseschar bzw. der Brutkolonie einnehmen.

Daß Gössel, die aus der Familie ausgestoßen werden, nicht nur Kampfesmut und Rangordnungsstellung verlieren, sondern sich wie kranke Tiere verhalten zeigt, wie lebenswichtig der soziale Zusammenhalt für die Tiere ist. Danach wäre zu erwarten, daß eine entsprechend starke Appetenz nach Zusammensein bestände. Das ist in der Tat der Fall. Es treten sogar ganz neue Verhaltensweisen auf, die es der Gans ermöglichen, eine neue Partnerschaftsbeziehung herzustellen. Die Duckmäuserhaltung ermöglicht eine größere Annäherung dadurch, daß sie das Angriffsverhalten fremder Gänse hemmt. Die gleiche Wirkung hat auch der Winkelhals, der indessen auch noch andere wichtige Funktionen hat. Er ist — wie in einer eigenen Arbeit über die Paarbildung (i. Vorbereitung) ausgeführt werden wird — neben den Verhaltensweisen der Begattung selbst, die einzige sexuell dimorphe Verhaltensweise der Graugans und die einzige, die mit einiger Sicherheit Gewähr für das Zusammenfinden verschiedengeschlechtlicher Tiere leistet.

Die durch Ausbleiben der Antwort bewirkte Adressur des Suchverhaltens bei jungen Gänsen kann man mit der Adressur des Wi-Lautes bei Kasparhauser-Tieren vergleichen. In beiden Fällen bleiben die Möglichkeiten zu solchen Verhaltensweisen jedoch latent vorhanden, wie das Auftreten des Winkelhalses in geeigneten Situationen und das einmalige Auftreten des Schnatterns bei dem dreijährigen KH zeigen (S. 272).

Wenn das Schnattern sehr lange nicht ausgelöst wurde, scheint jedoch außerdem der (S. 259) als Atrophie bezeichnete Vorgang stattzufinden. Gänse, die jahrelang ohne Partner lebten und dann doch noch einen fanden, erreichen nach jahrelangem Zusammenleben mit diesem niemals die Intensität des Schnatterns, wie sie für Gänse kennzeichnend ist, die sich früh erfolgreich verpaart haben.

Alle bei der jungen Gans zu diesem Zeitpunkt neu auftretenden Laute wurden nach unserer Methode daraufhin geprüft, ob sie von derselben Motivation verursacht werden wie das Schnattern. Der Vergleich ergibt, daß das nicht der Fall ist. Eine Verbindung zu anderen Lauten besteht lediglich in folgendem: der Stimmföhlungs-laut geht einerseits in einer einzigen Formenreihe in Schnattern über, andererseits aber auch in Fortgehlauten bis Warnlauten. Diese letztgenannte Reihe entsteht jedoch wie der Vergleich zeigt, wahrscheinlich durch eine Überlagerung von verschiedenen Motivationen, nämlich derjenigen, die das Schnattern, und derjenigen, die eine Ortsveränderung bewirkt.

Der wenig intensive Stimmföhlungs-laut erweist sich als außerordentlich unabhängig von spezifischen äußeren Reizen einschließlich jener, die vom Partner ausgehen und die die intensiveren Formen des Schnatterns auslösen. Auch läßt sich ja bezüglich des nachfolgenden Verhaltens keinerlei Aussage machen. Dies ist jedoch keineswegs verwunderlich. Es ist eine von vielen autonomen Instinktbewegungen bekannte Erscheinung, daß gerade jene schwach intensiven Bewegungsformen, also solche, die durch geringste Grade spezifischer Erregung aktiviert werden, am leichtesten schwellenerniedrig auftreten bzw. ganz ohne nachweisbare Außenreize hervorbrechen. Dies entspricht auch völlig der an KH-Gänsen gemachten Erfahrung (S. 260).

V. Verhalten der Gänse während der Paarbildung

1. Beschreibung

Hat ein ♂ ein ♀ gefunden, das auf seinen Winkelhals weder mit Angriffs- noch mit Fluchtverhalten antwortet, beginnt er um sie zu werben. In dieser Phase der Paarbildung hält sich das ♂ stets in einiger Entfernung (etwa 5 m) vom ♀ auf und äußert dabei besonders häufig Stimmföhlungslaute; er macht jede ihrer Bewegungen mit und folgt ihr getreulich: was immer sie tut, wenn sie aufsteht, eine andere Richtung einschlägt, sich hinlegt — er tut immer dasselbe. Schon die geringfügigsten Störungen bringen ihn dazu, zum ♀ hingewandt zu schnattern. Bei diesen ersten Schnatteranträgen streckt er den Hals zögernd vor, wobei häufig Halshaltungen mit S-förmiger Krümmung vorkommen, die völlig den in Abb. 20 j—l dargestellten fluchtgehemmten Angriffsbewegungen entsprechen; nur weicht er dabei besonders weit von der



Abb. 23: Zögernder Schnatterantrag des ♂ (im Vordergrund), sein Hals weicht besonders weit aus der Richtung auf das ♀ ab. ♀ antwortet zögernd mit Stimmföhlungsäuten

genauen Richtung auf das ♀ ab (Abb. 23). Nur wenn er ganz allmählich die Intensität der Schnatteranträge steigert, kann er sich dem umworbenen ♀ nähern; schnattert er zu stürmisch, und kommt er ihr dabei zu nahe, so flieht das ♀ vor ihm. Erst ganz allmählich erträgt das ♀ immer größere Annäherungen des ♂, bis sie ihn schließlich ganz herankommen läßt und dann mit Stimmföhlungsäuten in sein Schnattern mit einstimmt. Ist die Annäherung der beiden erst einmal soweit gediehen, so schlägt das Verhalten des ♂ plötzlich um: er zeigt Imponierverhalten (HEINROTH 1910). Damit beginnt die zweite Phase der Werbung.

Allen Formen des Imponierverhaltens ist gemeinsam, daß das Tier seine Körpergröße und Kraft voll zur Schau stellt. Zu Lande geht er mit übertrieben weiten, kraftvollen Schritten, steht hoch aufgerichtet da, wobei er die Brust herausdrückt und häufig auch den Oesophagus aufbläst. Der Schnabel ist hoch erhoben. Diese Haltung entspricht in ihrer Form einem übertriebe-



Abb. 24: ♂ (links) in übertriebener Sicherhaltung



Abb. 25: ♂ (rechts)
in Koggenhaltung

nen Sichern (Abb. 24). Beim Ausstoßen des Warnlautes, den das ♂ sehr häufig äußert, nimmt diese Haltung ihre Extremform an. Im Schwimmen vergrößert das ♂ die sichtbaren Körperkonturen, indem es weit aus dem Wasser ragt, was durch kraftvolles Sträuben der Tragfedern bewirkt wird. Dabei hebt es besonders den Hinterkörper hoch aus dem Wasser. Diese Haltung nennen wir die Koggenhaltung (Abb. 25). Dabei orientiert das ♂ seine Längsachse rechtwinklig zur Blickrichtung des ♀.

In diesem zweiten Stadium der Werbung fliegt das ♂ viel mehr als es Gänse sonst tun, selbst kleinste Strecken, die Gänse sonst stets gehend oder schwimmend zurücklegen. Beim Auffliegen und Einfallen stellt der Vogel seine Körperkraft durch kräftige Beschleunigung und ebensolches Abbremsen zur Schau und bringt dabei besonders laute Geräusche hervor.

Während die Bewegungen des ♂ im ersten Stadium denen des ♀ folgten, also zeitlich verschoben auftraten, sind die Bewegungen der Partner jetzt völlig gleichgeschaltet: Das ♂ geht und schwimmt in Imponierhaltung stets genau neben dem ♀ und richtet sich so genau nach ihren Bewegungen, daß er, wenn sie plötzlich anhält, sehr oft in einer sehr unbequemen Lage zum Stillstand kommt und in dieser Haltung verharret.

Vom ersten Auftreten des Imponierverhaltens an weicht das ♂ nicht mehr wie bisher vor allen anderen aus, sondern greift alle Gänse an, die sich ihm in den Weg stellen, gleichgültig, ob es starke oder schwache sind. Sehr oft wendet es sich dabei auch gegen artfremde Tiere oder greift sogar „ins Leere“ an. HEINROTH (1910) bezeichnete einen solchen Angriff ohne Objekt als Scheinangriff. Während das ♂ vorstößt, zeigt es eine besonders extreme Imponierhaltung, oft nimmt es die Flügel aus den Bugtaschen, hebt sie an oder öffnet sie (Abb. 26). Hierbei tritt erstmalig eine neue Verhaltensweise auf, die ich als *Rollens* bezeichnen will. Während das ♂ den Hals weit nach vorn und oben vorstreckt, stößt es mit weit aufgerissenem Schnabel ein lautes, sich überschlagendes (obertonreiches) Geschrei aus. Auf langgezogene Laute, die in Klang und Spektrogramm (Abb. 27) Ähnlichkeiten mit Warnlauten und Distanzlauten zeigen, aber länger sind als letztere, folgen in unregelmäßigen Abständen kurze, abgehackte Töne, die dem Schnattern bzw. dem Stimmföhlungs-laut ähneln⁷⁾. (Bei anderen Arten, wie z. B. bei der Saatgans, stimmen sie mit dem

⁷⁾ Technische Schwierigkeiten machten es unmöglich, gute Spektrogramme des Rollens herzustellen. Doch bestätigten Spektrogrammanalysen des Rollens beim Nestgeschrei der Graugansweibchen das oben Gesagte.

Schnattern oft völlig überein.) Das Rollen wird intensiver, d. h. die Töne werden lauter, höher und länger und der Hals wird stärker durchgedrückt (Abb. 28), wenn das ♂ nach einem Vorstoß gegen den Gegner wieder zurück zum ♀ eilt. Dabei nimmt er eine stärker ausgeprägte Imponierhaltung ein: er öffnet weit die Flügel, drückt die Brust heraus und spreizt das Schwanzgefieder. Manchmal legt er die Strecken zum ♀ sogar fliegend zurück. Kurz vor dem ♀ verlangsamt er sein Tempo; das Rollen nimmt ab und geht allmählich in Schnattern über, in das das ♀ einfällt. Dies ist

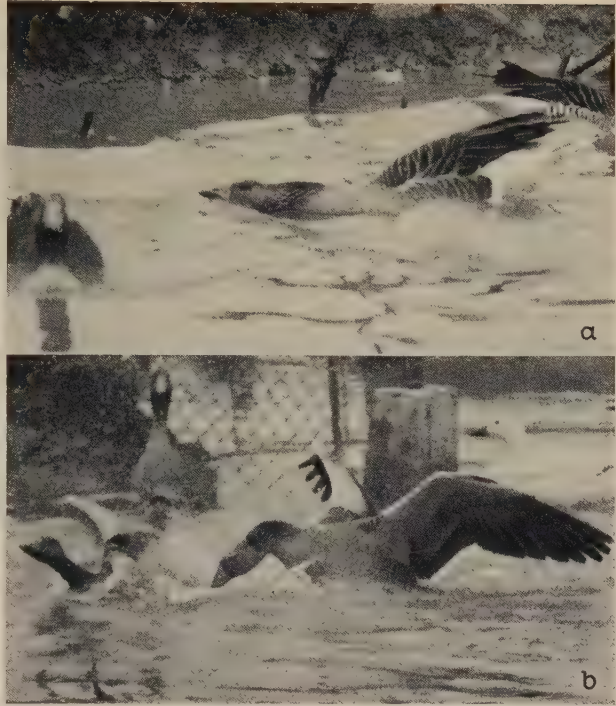


Abb. 26: a) u. b) ♂ greift in extremer Imponierhaltung einen Gegner an

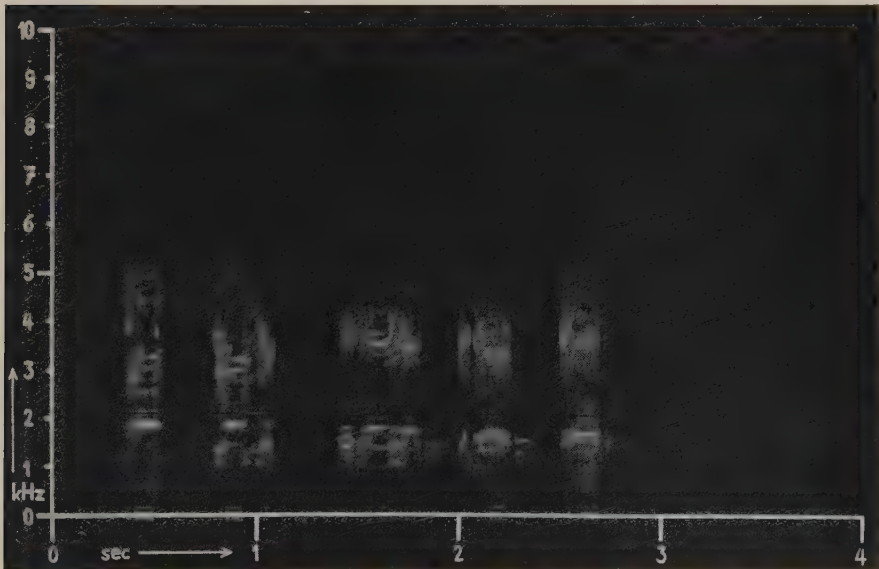
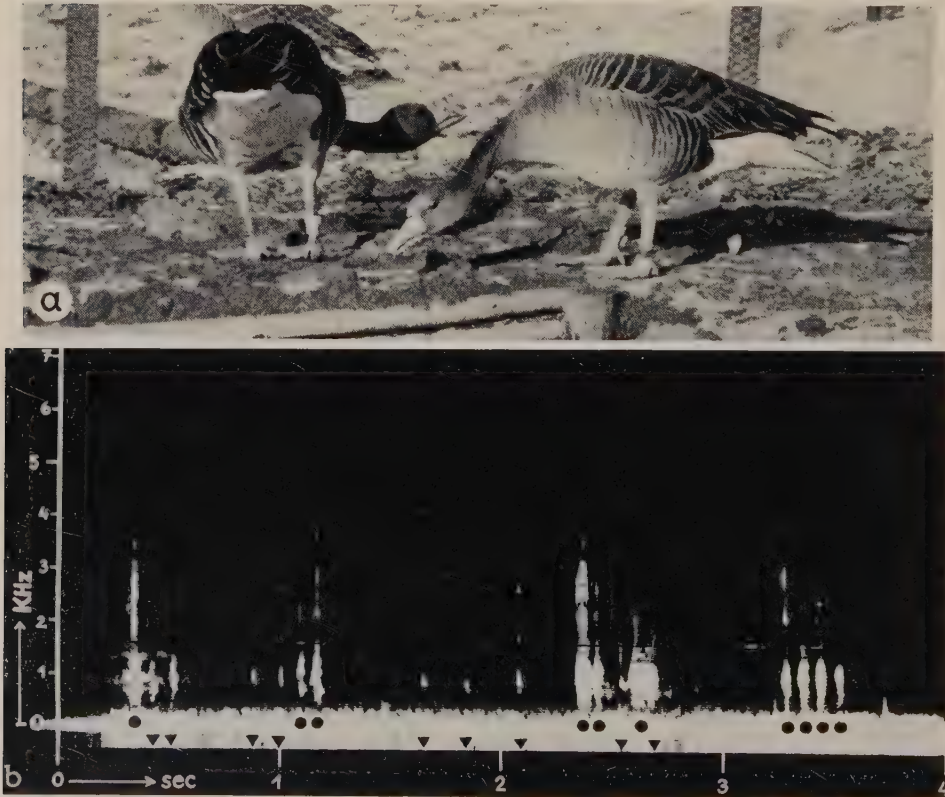


Abb. 27: Tonspektrogramm: Rollen eines Grau-♂; Aufnahme vom 24. 7. 63; Grundton nicht eindeutig feststellbar, da Obertonverhältnisse nicht klar zu erkennen sind



Abb. 28: Trg-Ablauf; ♂ in ausgeprägter Imponierhaltung (Die Bilder sind frei zusammengestellt und entsprechen keiner einheitlichen Serie): a) und b) ♂ kehrt rollend zum ♀ zurück, c) ♀ (rechts) fällt in das Rollen mit ein, d) Übergang von Rollen in Schnattern, e) gemeinsames Schnattern



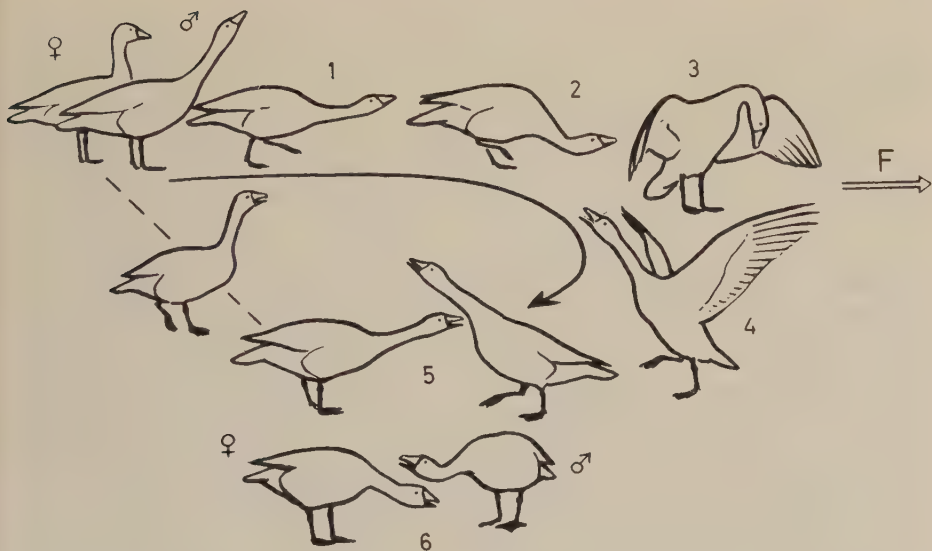


Abb. 30: Schema eines Trg-Ablaufes: ♀ und ♂ stehen zusammen. 1. und 2.: ♂ stößt gegen Feind (F) zum Angriff vor und vertreibt ihn, 3.: ♂ wendet sich um und kehrt 4. in Imponierhaltung und rollend zum ♀ zurück, das ihm ebenfalls mit erhobenem Hals rollend entgegenkommt. Wenn sie zusammen sind, (5.) rollen beide, dann (6.) schnattern sie

das von HEINROTH in der Einleitung beschriebene Verhalten, das ich von nun an „klassisches Triumphgeschrei“ (Trg H) nenne. Es tritt in der eben beschriebenen Phase der Paarbildung ontogenetisch zum ersten Male auf. Rollen und Schnattern sind seine beiden wesentlichen Bestandteile; es beginnt immer mit Rollen und endet immer mit Schnattern. Da das ♂ in dieser Zeit sehr häufig angreift, schreit es auch sehr häufig Triumph. Dieses Trg ist unabhängig davon, ob das ♂ siegt oder besiegt wird. Je häufiger das ♂ mit seinem ♀ triumphschreit, um so intensiver antwortet es. Schließlich kann das ♀ sogar dem von einem Angriff rollend zurückkehrenden ♂ ebenfalls rollend entgegen-eilen. Treffen die beiden Partner dann zusammen, schnattern sie gepreßt mit tief nach unten gehaltenen Hälsen und durchgedrücktem Nacken (Abb. 29). Führen die Gänse das Trg in dieser Form, die in Abb. 30 schematisch dargestellt ist, miteinander aus, so sind sie von da an ein festes Paar. Je häufiger die Tiere miteinander Triumph schreien, desto mehr folgt das ♀ dem ♂, und desto fester hält das Paar zusammen. Solche Partner bleiben dann lebens-länglich verpaart.

Nicht immer tritt das Trg in dieser einfachen Form auf. Häufig wechseln Rollen und Schnattern miteinander. Wie Abb. 31 wiedergibt, geht das Rollen zunächst in Schnattern über, dann droht das ♂ wieder gegen einen Gegner, und schließlich wendet sich das Paar erneut einander rollend zu. Erfolgt dieser Wechsel sehr schnell, so bleiben die Partner dabei dauernd, also auch beim

Abb. 29: Gepreßtes Schnattern: a) Haltung; ♂ (links) drückt besonders stark den Nacken durch, beide Tiere halten die Hälsen sehr tief, b) Tonspektrogramm von ♂ und ♀; Aufnahme vom 10. 4. 64; Grundton 0,7—1,0 kHz (♀); Grundton 0,25—1,25 kHz (♂); Obertonverhältnisse verwischt; Silbenzahl 1—4



Abb. 31: Ablauf eines Trg, bei dem Rollen und Schnattern miteinander abwechseln (Bildserie). a) ♂ kehrt rollend in Imponierhaltung zum ♀ zurück, das ihm rollend entgegenläuft, b) ♂ rollt, während ♀ eine fremde Gans androht, c) und d) Übergang von Rollen zum Schnattern; während ♂ noch rollt, schnattert ♀, wobei es den Hals abwechselnd links und rechts am ♂ vorbeirichtet, e) gemeinsames Schnattern, f) und g) ♂ droht eine fremde Gans an, h) gemeinsames Rollen des Paares

Rollen, einander zugewandt. Da die Gänse bei hoher Erregung Brust an Brust dicht beieinander stehen, kreuzen sich bei diesem Vorgang ihre Hälse. Dabei kann es vorkommen, daß das ♂ das ♀ leicht und sichtlich gehemmt in den Hals beißt. Solch ein intensives Trg endet stets mit einem langanhaltenden, sehr gepreßten Schnattern.

Wenn das junge ♂ zu Beginn der zweiten Phase der Paarbildung andere Gänse anzugreifen beginnt, macht er nicht die geringsten Unterschiede zwischen verschiedenen Individuen. Durch die extreme Heftigkeit seiner Vorstöße erringt es häufig Überraschungssiege; ebenso häufig bezieht es von starken Gegnern Prügel. In diesem Fall bricht es den Kampf sofort ab. So lernt das junge ♂ sehr bald, welche Artgenossen vor seinen Angriffen weichen und welche nicht. Hat das junge ♂ auf diese Weise die Kampfesstärke anderer Individuen ermittelt und aufgehört, Stärkere anzugreifen, so verändert sich der Zeitpunkt, an dem es zu rollen beginnt. Die Vorstöße gegen die schwächeren Gegner erfolgen jetzt stumm. Das Rollen beginnt erst, wenn es sich dem ♀ zuwendet. Deshalb scheint nunmehr das Trg als Ganzes nur dem ♀ zu gelten.

Das ♂ hört in der Folge allmählich auf, dauernd in Imponierhaltung einherzugehen. Das Paar hält weiterhin dicht zusammen, läuft und schwimmt aber in gewöhnlicher Körperhaltung (Abb. 32).

Nur zu Beginn der Paarungszeit und beim Führen kleiner Jungen erwacht auch bei altverpaarten ♂♂ alljährlich wieder eine gewisse Neigung zum Imponieren (Abb. 33). Im übrigen tritt das Imponierverhalten nur noch in ganz besonderen Situationen auf (S. 292).



Abb. 32: Normalhaltung



Abb. 33: Imponierhaltung bei jungeführenden ♂♂

Sexuelle Verhaltensweisen verstärken sich zur Zeit der Paarbildung erheblich und steigern sich häufig bis zur Kopulation, dem „Treten“. Sie sind jedoch keineswegs an eine bestimmte Phase der Paarbildung gebunden. Ihre Intensität und Häufigkeit zeigen keinerlei Korrelation zu deren Fortschreiten. Die am frühesten und heftigsten Triumph schreienden Paare sind keineswegs diejenigen, die am frühesten und häufigsten treten. Auch kommen Begattungen ziemlich häufig zwischen Gänsen vor, zwischen denen keinerlei Andeutungen beginnender Paarbildung zu verzeichnen sind.

Auf den Tretakt folgt das sog. Kopulationsnachspiel (Abb. 15d), eine Verhaltensweise, die zum Imponierverhalten zu rechnen ist: die Gänse spreizen den Schwanz, heben die Flügel weit an, richten den Hals hoch auf und erheben den Schnabel betont nach oben. Dabei stoßen sie langgezogene, heisere Laute aus. Stets ist das Kopulationsnachspiel beim ♂ stärker ausgeprägt als beim ♀, bei dem es oft völlig ausbleibt. Je weniger weit die Paarung fortgeschritten ist — also je weniger sich die Tiere kennen —, desto heftiger ist das Kopulationsnachspiel, am heftigsten bei den Gänsen, die überhaupt nicht verpaart sind und nicht miteinander schnattern. Bei altverpaarten Gatten unterbleibt es häufig ganz.

2. Vergleich

2a. Vergleich der Formen

Das Schnattern während der Paarbildung ist gegenüber dem Schnattern junger Gänse im Familienverband dadurch ausgezeichnet, daß es in vielen verschiedenen Intensitätsstufen auftritt. Die ersten zaghaften Schnatteranträge des ♂ sind außerdem mit einer Halshaltung verbunden, die beim Schnattern nur in dieser schnell durchlaufenen Phase vorkommt und die Ähnlichkeit mit wenig intensivem und fluchtgehemmtem Drohen hat (Abb. 20). Die Laute halten dabei zwischen Stimmföhlungslauten und Schnattern die Mitte, die erste Antwort des ♀ besteht sogar nur aus Stimmföhlungslauten ohne Halsvorstrecken. Mit Festigung der Bindung zwischen den Partnern steigert sich die Intensität des Schnatterns zur höchsten Stufe des gepreßten Schnatterns. Doch bleibt der anfängliche Intensitätsunterschied zwischen den Geschlechtern bestehen. Niemals schnattert das ♀ so intensiv wie sein ♂.

Das Rollen zeigen in den Lauten Elemente des Schnatterns, gleichzeitig solche des Distanz- und Warnlautes. Das gleiche gilt für die Halshaltung: der schräg nach vorn gestreckte Hals sowie die Kopfhaltung sind ein Mittelding zwischen der Haltung beim Schnattern und der bei Distanz- und Warnlauten, die ja beide in Sicherhaltung geäußert werden (Abb. 34).

Insbesondere aber ähnelt die Haltung des Rollens der Haltung beim Imponiersichern, und zwar dadurch, daß das ♂ die Brust herausdrückt und oft den Oesophagus aufbläst. Diese ganze Körperhaltung entspricht im übrigen genau der in Abb. 20 a dargestellten Angriffshaltung. Sie kann also auch ohne Lautäußerung vorkommen.

Die sexuellen Verhaltensweisen (Abb. 35 a u. b) Bogenhals und Halseintauchen, die dem Treten vorausgehen, haben weder Ähnlichkeit mit den Bewegungsweisen des Schnatterns und Rollens, noch mit denen des Angriffs und sind durch keinerlei Übergänge mit ihnen verbunden. Das Kopulationsnachspiel (Abb. 35 c) zeigt formale Ähnlichkeiten in sehr verschiedenen Richtungen. Die Haltung des Körpers, der hinten hoch aufgerichtet wird, sowie die der im Schultergelenk hoch nach hinten gehaltenen Flügel ähnelt der Koggenhaltung, und der steil emporgerichtete Hals mit fast in gleicher Linie aufwärts-gestelltem Kopf entspricht einem übertriebenen Imponiersichern. Die Stimmäußerung beim Treten gleicht keiner anderen.

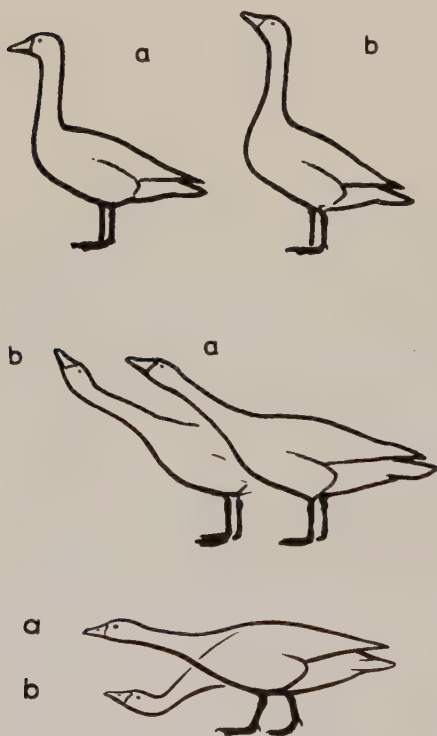


Abb. 34: Haltungen beim Sichern, Rollen und Schnattern (schematisch). Oben: Sichern a) normales Sichern, b) Imponiersicherung; Mitte: Rollen a) normales Rollen, b) Rollen mit zusätzlicher Imponiersicherung; unten: Schnattern a) normales Schnattern, b) gepreßtes Schnattern

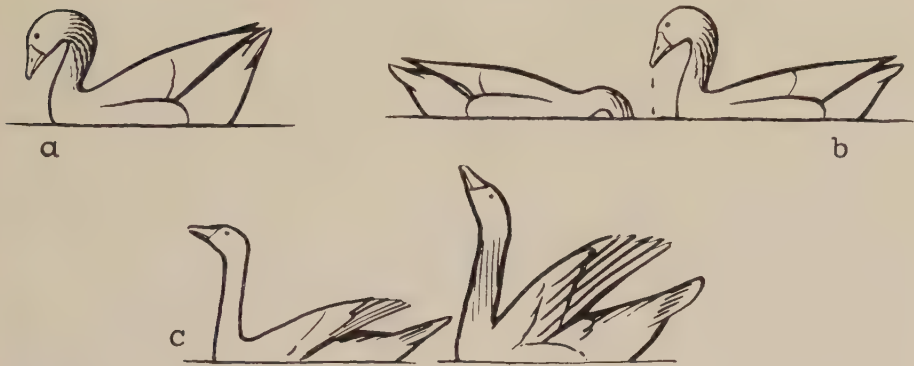


Abb. 35: Sexuelle Verhaltensweisen schematisch dargestellt: a) Bogenhals und Koggenhaltung, b) Halseintauchen; ♂ (rechts) Bogenhals, c) Kopulationsnachspiel; ♂ (rechts) führt das Nachspiel intensiver aus als ♀

2b. Vergleich der auslösenden Situationen

In der ersten Phase der Paarbildung wird das Schnattern schon durch geringfügige unspezifische Umweltänderungen hervorgerufen, die das ♂ für einen Augenblick von dem ♀ ablenken. Solche kleinen Störungen lösen bei Gänsen im Familienverband nur Stimmföhlungs-laute aus.

Die Situation, in der das junge ♂ in der zweiten Phase der Paarbildung zu rollen beginnt, enthält zwei voneinander unabhängige wesentliche Faktoren:

1. Es muß ein ♀ vorhanden sein, mit dem das ♂ bereits soweit verbunden ist, daß beide miteinander schnattern. 2. Es muß eine weitere fremde Gans vorhanden sein. Fremde Gänse lösen ja bei den jungen ♂♂, in der Zeit vor der Paarbildung, kurz nach dem Ausstoß aus der Familie — und das ist ein wichtiger Punkt für die weitere Analyse — stets Fluchtverhalten aus.

Darin, daß zur Auslösung des Rollens gleichzeitig zwei qualitativ voneinander verschiedene Reizsituationen notwendig sind, gleicht es dem später zu besprechenden Imponierverhalten (S. 298).

2c. Vergleich der zeitlich korrelierten Verhaltensweisen

Auf das Schnattern folgt wie in allen bisher beschriebenen Fällen das Zusammensein mit dem Partner. Sobald das umworbene ♀ dem Trg des ♂ mit Schnattern antwortet, folgt es ihm nun auch seinerseits nach. Je häufiger die Tiere miteinander schnattern, um so fester entwickelt sich der Zusammenhalt.

Während der zweiten Phase der Paarbildung wird das Rollen deswerbenden ♂ stets von Imponierbewegungen und von heftigen Angriffen gegen einen beliebigen Gegner oder von Scheinangriffen begleitet. — Seltener folgt dem Rollen Fluchtverhalten.

Das Rollen tritt erneut nach einem Angriff auf, und ihm folgt dann das Schnattern.

Wenn die Tiere sehr heftig Triumph schreien, wechseln Rollen und Schnattern mehrmals und sehr rasch.

3. Zusammenfassung und Folgerungen

Während sich sämtliche Übergänge, die den Stimmföhlungs-laut mit gepreßtem Schnattern verbinden, in einer einzigen Folge einordnen lassen, zeigen Körperhaltungen und Lautäußerungen beim Rollen eine Variabilität, die sich wie die der Droh- und Imponierbewegungen nur in einem mehrdimensionalen Diagramm wiedergeben lassen.

Vergleicht man die Reizsituationen, die bei der jungen, noch im Familienverband lebenden Gans einerseits Stimmföhlungs-laute und andererseits Schnattern hervorrufen, so findet man, daß junge werbende ♂♂ schon in solchen Situationen schnattern, die bei im Familienverband lebenden Gänsen

nur Stimmföhlungslaute hervorrufen würden. Dies ist sicherlich durch eine Schwellenerniedrigung bedingt, die eine Folge davon ist, daß die Tiere so lange Zeit keine Schnatterobjekte hatten (S. 272). Ihr Verhalten entspricht in dieser Hinsicht dem der KH-Gänse, die ja auch kein Objekt zum Schnattern haben und auf ein Ersatzobjekt oder in seltenen Ausnahmen sogar „ins Leere“ schnattern.

Wie beim Wi-Laut mit Halsvorstrecken ist die Intensität des Schnatterns positiv mit der Antwort des Partners korreliert.

Während sich das Schnattern stufenweise entwickelt, tritt das Rollen in einer bestimmten Phase der Ontogenese plötzlich vollausgebildet auf.

Die eindimensionale Formenreihe von Stimmföhlungslauten bis zum gepreßten Schnattern spricht dafür, daß es sich um eine einzige Erregungsqualität handelt, die je nach ihrer Quantität eine Stufenreihe von Instinktbewegungen hervorruft. Einheitlichkeit der auslösenden Reizsituationen und des nachfolgenden Verhalten unterstützen diese Annahme.

Hingegen weist die große Variabilität beim Rollen darauf hin, daß es von mehreren Erregungsqualitäten motiviert wird. Hierfür sprechen 1. die formale Ähnlichkeit des Rollens mit verschiedenen anderen Lautäußerungen und Bewegungsweisen, Imponierverhalten, Warn- und Distanzlaute in Sicherhaltung (S. 290); 2. die S. 291 geschilderte komplexe Reizsituation, in der sowohl solche Faktoren wirksam sind, die Schnattern auslösen, als auch solche, die Angriffs-, Flucht- und Imponierverhalten hervorrufen; 3. die zeitlich korrelierten Verhaltensweisen (S. 293); 4. die Tatsache, daß sich die Formen des Rollens nicht in einer eindimensionalen Reihe anordnen lassen.

Die Motivation des gesamten Trg-Komplexes, wie auch seine Funktion, wird in den folgenden Kapiteln untersucht.

C. TRG BEI ADULTEN GÄNSEN

In diesem Kapitel werden alle Formen des Trg bei adulten Tieren beschrieben und verglichen. Ziel dieses Vergleiches ist es, Einsicht in die Faktoren zu gewinnen, die diese Verschiedenheiten des Trg verursachen.

Aus Gründen der Übersicht wird das Trg in drei Hauptformen (in denen es auftritt), und diese wieder nach den ihnen zugeordneten Auslösesituationen unterteilt. Die Reihenfolge der Darstellung richtet sich weder nach dem zeitlichen Auftreten dieser Formen in der Lebensgeschichte der adulten Gänse, noch nach ihrer relativen Häufigkeit. Die zuerst zu besprechenden Formen, in denen Schnattern bzw. Rollen vorherrschen, treten viel seltener auf als die zuletzt abgehandelten, in denen sich beide Bestandteile des Trg die Waage halten. Doch ist die Analyse aller dieser Fälle zur Erreichung des obengenannten Zieles wichtig.

I. Beschreibung

1. Formen des Trg, bei denen Schnattern vorherrscht

1a. Beim Schlüpfen der Jungen

Während der vierwöchigen Brutzeit hält das ♂ Nestwache, d. h. es schwimmt in einigem Abstand um das Nest herum und vertreibt alle Gänse und auch artfremde Tiere, die sich diesem nähern. Sobald die Jungen schlüpfen, hält es sich unmittelbar am Nest auf und verjagt sofort und sehr heftig jede Gans, die sich auch nur von weitem dem Nest nähert. Während es in der ersten Zeit der Nestwache wie gewöhnlich Triumph schreit, äußert es beim Schlüpfen der Jungen im Anschluß an eine Vertreibung nur kurz Rollen und nähert sich dann mit gepreßtem Schnattern dem Nest. Das ♀ fällt mit leisem Schnattern

ein. Verläßt die Familie das Nest, sieht das ♂ seine Jungen meist zum ersten Mal. Dabei läßt es ebenfalls gepreßtes Schnattern hören, in das ♀ und Junge mit einstimmen, letztere mit Wi-Lauten und Halsvorstrecken. Von nun an halten sich die Eltern stets dicht bei den Jungen auf, und es entwickelt sich, wie schon (S. 257) beschrieben, ein fester Familienverband.

Es gibt jedoch ♂♂, die kaum Nestwache halten. Diese Tiere finden sich zur Zeit des Schlüpfens der Jungen zwar am Nest ein, schnattern aber kaum, wenn die Jungen erscheinen und verteidigen sie anschließend nur wenig. Oft übernimmt dann das ♀ die Rolle des Verteidigers. Gewöhnlich hudert⁸⁾ so ein ♀ wenig und führt die Jungen schlecht; deshalb sind die Jungen solcher Familien sehr gefährdet und gehen oft zugrunde.

Je intensiver das ♂ Nestwache hält, d. h. je häufiger er andere Tiere vertreibt, um so stärker ausgeprägt ist sein Schnattern, wenn die Jungen schlüpfen, desto enger hält die Familie zusammen, und desto besser ist der Erfolg der Aufzucht.

1b. Nach kurzer Trennung

Bei altverpaarten Partnern, die sehr viel miteinander geschnattert haben, schnattert das ♂ nach einer kurzen Trennung beim Wiedersehen nur sehr wenig, und das ♀ antwortet darauf oft nur mit Stimmföhlungs-lauten (Abb. 36).

1c. Nach gemeinsamen Angriffen von Ganterpaaren

Unter besonderen Umständen können auch zwei ♂♂ eine Trg-Gemeinschaft bilden. Dabei übernimmt meist einer der beiden die aktivere Rolle. Ist der Aktivitätsunterschied zwischen den beiden sehr groß, und greift der Aktivere oft andere Gänse an, so folgt ihm sein Partner intensiv schnatternd. Wendet sich der Angreifer nach dem Angriff seinem Partner rollend zu, so rollt dieser nur sehr kurz und geht dann sofort zum Schnattern über.

2. Trg- Formen, bei denen Rollen vorherrscht

2a. Bei einem Konflikt zwischen Partnern eines Ganterpaares

Wenn die Partner eines Ganterpaares beide gleich aktiv sind und im Frühjahr in sexuelle Erregung geraten, so föhren sie in gleicher Intensität das begattungseinleitende Halseintauchen aus und versuchen bei genügend hoher Inten-



Abb. 36: Trg altverpaarter Partner nach kurzer Trennung. ♀ (links) antwortet mit Stimmföhlungs-laut auf Schnattern des ♂



Abb. 37: Zwei ♂♂ versuchen sich gegenseitig zu besteigen

⁸⁾ „hudern“ heißt, die Jungen unter die Flügel nehmen, um sie zu wärmen bzw. zu schützen.

sität sich gegenseitig zu besteigen (Abb. 37). Da sich beide hoch aufrichten, gelingt dies keinem von beiden. Die Tiere geraten in eine heftige Erregung: sie schütteln sich, sträuben das Gefieder und tauchen wieder den Hals ein. Je öfter sich das wiederholt, um so mehr schütteln sie sich, und um so stärker sträuben sie das Gefieder. Sie nehmen schließlich eine ausgeprägte Imponierhaltung ein, indem sie sich hoch aufrichten, die Flügel anheben, den Schwanz spreizen und das Halsgefieder sträuben. Dabei stoßen sie langanhaltendes Rollen aus. In einigen Fällen wurde beobachtet, daß die ♂♂ plötzlich miteinander zu kämpfen anfangen. Solche Kämpfe zeichnen sich durch große Heftigkeit aus. Nach dem Kampfe rollen die Tiere wieder, und allmählich geht das Rollen in Schnattern über. Dabei nehmen sie wieder die gewöhnliche Schnatterhaltung ein. In einem Fall wurde beobachtet, daß die beiden ♂♂ eines Ganterpaares nach mehrmaligen Tretversuchen sehr lange und laut rollten, sich ineinander verbissen und einander mit den Flügelbügen schlugen. Auf diesen heftigen Kampf folgte eine dauernde Trennung. In einem anderen Fall wurden immer wieder kurze Kämpfe beobachtet, die an Heftigkeit jedesmal zunahmen; gleichzeitig nahm dabei auch das Rollen an Dauer und Lautstärke zu. Eines Tages war auch dieses Ganterpaar für immer getrennt. Es ist anzunehmen, daß der letzte Anlaß für diese Trennung ebenfalls ein besonders heftiger Kampf war.

Außer diesen aus vergeblichen Begattungsversuchen hervorgehenden Kämpfen, gibt es zwischen den Partnern eines Ganterpaares auch solche, die im Anschluß an eine Vertreibung anderer Tiere entstehen, besonders dann, wenn beide ♂♂ mit gleicher Aktivität gleichzeitig andere Gänse angegriffen haben und anschließend intensiv rollend aufeinander zueilen. Es folgt dann gepreßtes Schnattern, das aber sofort wieder in Rollen umschlägt, so daß die Tiere, in der (S. 279) beschriebenen Weise unter Auf- und Abwippen der Hälse, zwischen Rollen und Schnattern wechseln. Dieses intensive Trg klingt aber nicht wie bei den Partnern eines heterosexuellen Paares in einem gepreßten Schnattern aus, sondern im Gegenteil, es steigert sich das Rollen zu solchen Intensitätsgraden, wie es im vorigen Beispiel geschildert wurde. Ebenso wie dort können die beiden Partner ganz plötzlich übereinander herfallen. Gewöhnlich entspinnen sich dann heftige Kämpfe, die ebenfalls zu einer dauernden Trennung der Partner führen können.

2 b. Nestgeschrei brütender ♀♀

Brütende ♀♀ halten sich, von kurzen Unterbrechungen abgesehen, ständig auf dem Nest auf (Abb. 38). Das ♂ schwimmt, wie erwähnt, meist in dessen Nähe. Die ♀♀ sind sehr fest an ihr Nest gebunden, was sich darin äußert, daß sie jedesmal schnattern, wenn sie nach einer Brutpause dahin zurückkehren,



Abb. 38: Brütendes ♀ auf dem Nest

unabhängig davon, ob sich das ♂ am Nest aufhält oder nicht. Wird ein brütendes ♀ am Nest gestört, so stößt es das Nestgeschrei aus. Das ist eine besondere Form des Trg, die fast nur aus Rollen besteht. Wie beim gewöhnlichen Rollen wechseln dabei Gruppen von Stimmführungslauten mit Distanz-

lauten ab. Besonders gekennzeichnet ist es aber dadurch, daß außerdem auch noch Fortgeh- und vor allem Warnlaute auftreten. Diese geben dem Nestgeschrei seinen eigentümlichen stoßweisen Rhythmus. Als weiterer Unterschied zum gewöhnlichen Rollen sind im Nestgeschrei die Gruppen von Stimmfühlungs- und Fortgehlauten stark verlängert. Die Körperhaltung des ♀ entspricht dabei der beim Rollen und wird entsprechend abgeändert, wenn das ♀ auf ihren Eiern liegt. Sie enthält eine Beimischung von Imponierverhalten⁹⁾, die sich im Spreizen des Schwanzgefieders und im Sträuben der Halsfedern ausdrückt (Abb. 39). Befindet sich das Nestwache stehende ♂ in der Nähe des Nestes, so greift es auf das Nestgeschrei des ♀ hin die störenden Gänse an und kehrt darauf mit intensivem Rollen zum Nest zurück; dort stößt er dann das gepreßte Schnattern aus, in das das ♀ mit einstimmt. Zu Beginn der Brutzeit halten sich beim ♂ Rollen und Schnattern die Waage, beim Schlüpfen der Jungen herrscht jedoch wie erwähnt das Schnattern vor (S. 284). Ist das ♀ allein am Nest, so nimmt es beim Näherkommen des Feindes eine immer stärker ausgeprägte Drohhaltung ein. Die Distanz- und Warnlaute nehmen im Nestgeschrei zu. In dieser Situation kann das ♀ sehr plötzlich angreifen: es zischt, beißt und schlägt mit den Flügelbugen (Abb. 40). Manche ♀♀ verlassen bei einer solchen Störung aber auch sofort schweigend und in geduckter Haltung das Nest und fliehen.

Eine quantitative Untersuchung des Nestgeschreis (in Vorbereitung) ergab, daß bei gleichbleibender Störung (der Mensch nähert sich den zahmen Gänsen an der Nisthütte und wirft die brütenden ♀♀ vom Nest) die ♀♀ auf drei verschiedene Arten reagieren können (Abb. 41). 1. sie gehen, nachdem sie hinausgeworfen wurden, sofort wieder aufs Nest zurück.

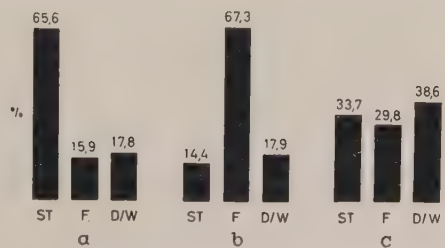


Abb. 39: Brütendes ♀ in Imponierhaltung



Abb. 40: Brütendes ♀ verteidigt sein Nest

Abb. 41: Nestgeschrei der Graugans. Vorherrschen verschiedener Laute. a) ♀ kehrt zum Nest zurück (11 Neststörungen, 1310 registrierte Laute), b) ♀ schwimmt weg (8 Nestst., 1545 reg. L.), c) ♀ schwimmt in besonders ausgeprägter Imponierhaltung vor dem Nest auf und ab und greift häufig an (11 Nestst., 1770 reg. L.), St = Stimmfühlungslaut, F = Fortgehlaut, DW = Distanz und Warnlaute



⁹⁾ Hier wird der Begriff Imponierverhalten in einem von der Definition HEINROTHS abweichenden und zwar weiteren Sinne gebraucht: ich bezeichne damit eine Ausdrucksbewegung, bei der sich das Tier größer bzw. auffälliger macht, der Adressat aber weder ein Rivale noch ein potentieller Geschlechtspartner ist.

In diesem Fall herrschen Stimmföhlungslaute vor. 2. sie verlassen sofort das Nest, nehmen eine flache Haltung ein und stoßen dabei überwiegend Fortgehlaut aus. 3. sie schwimmen, nachdem sie hinausgeworfen wurden, in besonders ausgeprägter Imponierhaltung vor dem Nest auf und ab. Jetzt treten im Nestgeschrei Distanz- und Warnlaute ungefähr ebenso häufig auf, wie Fortgehlaut und Stimmföhlungslaute. In dieser Situation greifen die ♀♀ häufig andere Gänse, bzw. Menschen an. In ihrer Plötzlichkeit und Heftigkeit erinnern diese unerwarteten Angriffe an die von HEDIGER (1934) beschriebene und so benannte „kritische Reaktion“ in die Ecke getriebener Säugetiere (S. 292).

2c. Gruppenrollen

Eine andere Form des Trg, in der das Rollen besonders stark vorherrscht, ist zum ersten Mal von LORENZ (1957) beschrieben und von ihm als Rollschnattern bezeichnet worden. Da aber in den meisten Trg-Formen die Folge Rollen-Schnattern vorkommt, werde ich das Rollschnattern künftig *Gruppenrollen* nennen.

Das Gruppenrollen weicht in vieler Hinsicht von den übrigen Trg-Formen ab: Im Herbst und Winter hält die aus sehr vielen Gruppen¹⁰⁾ und einzelnen Gänsen bestehende Schar eng zusammen. Die so auf kleinem Raum zusammengedrängten Vögel beginnen schon beim geringsten Aufmerksamkeit erregenden Anlaß zu rollen, wie z. B. bei Ortswechsel oder Stellungsänderungen von Artgenossen, Aufgeschrecktwerden durch ein Geräusch u. a. Sie nehmen dabei meist die Imponierhaltung ein, wölben die Brust vor, sträuben Hals- und Schwanzgefieder und halten den Hals senkrecht oder schräg empor. Oft beginnt das Rollen damit, daß ein einzelner Ganter Warnlaute ausstößt: alle anderen Gruppenmitglieder fallen dann sofort mit Rollen ein.

Sie stehen dabei Gruppe gegen Gruppe gewandt, mit nach oben gehaltenen Hälsen. Die Nachbargruppen beginnen daraufhin ebenfalls zu rollen, und in der dichten Schar der Gänse pflanzt sich das Geschrei wie eine Kettenreaktion von Gruppe zu Gruppe fort. Sehr oft kommt es dabei zwischen benachbarten Gruppen zu tätlichen, aber nicht sehr heftigen Auseinandersetzungen. Die Gänse senken die Hälse und drohen die Mitglieder der benachbarten Gruppen an. Dabei stoßen sie ein Geschrei aus, in das, ähnlich wie beim Nestgeschrei, neben dem Rollen viele Distanz- und Warnlaute und lange Gruppen von Stimmföhlungs- und Fortgehlauten eingewoben sind. Im Gegensatz zu allen anderen Formen des Trg verschwinden die Rolltöne jedoch nicht, wenn die Gans den Hals zur Horizontalen senkt. Der Rhythmus dieser Töne wird nicht wie beim Nestgeschrei von den Warn- bzw. Fortgehlauten bestimmt, vielmehr überlagern sich dem Rollen Schnatterlaute, wenn sich Gruppenmitglieder während des gemeinsamen Vorstoßes einander zuwenden und geben dem gesamten Geschrei sein charakteristisches Gepräge. Während die Gänse so schreien, sind die Hälse immer noch flach vorgestreckt. Nach der Zuwendung zum Partner drohen die Tiere sofort wieder gegen die feindliche Gruppe, so daß die Hälse flach zwischen Partner und Gegner hin und her pendeln (Abb. 42). Häufig führen diese beiden Richtungstendenzen dazu, daß die Mitglieder einer Familie oder Gruppe sämtlich in geschlossener Phalanx nebeneinander stehen und ihre Köpfe dicht nebeneinander auf den Gegner weisen. Deshalb nannte LORENZ (1957) das Gruppenrollen auch die „Zeremonie der konvergierenden

¹⁰⁾ Unter Gruppen verstehe ich Triumphgeschreigemeinschaften: entweder Paare, Familien oder von Menschen aufgezogene Ziehgeschwister, die zusammengeblieben sind.

Abb. 42: Gruppenrollen zweier benachbarter Gruppen (Grau- und Streifengänse). Die Hälse pendeln zwischen Partner und Gegner hin und her. Im Hintergrund (links) stößt ein Streifen-♂ Warn-töne aus



Hälse“. Steht die feindliche Gruppe höher in der Rangordnung oder geht sie entschiedener zum Angriff vor, so richten die Mitglieder der angegriffenen Gruppe die Hälse sehr hoch auf und schreien laut, schütteln sich und nehmen eine ausgeprägte Imponierhaltung ein. Bei sehr hoher Erregung beißen sich die Gruppenmitglieder sogar in die Hälse. Auch das Gruppenrollen klingt meist in gepreßtem Schnattern aus. Niemals jedoch ist zwischen Rollen und Schnattern eine Pause, wie das oft bei einem intensiven Trg der Fall ist.

Zu der Zeit, in der das Gruppenrollen auftritt, beobachtet man fast nie eine andere Form des Trg.

3. Trg-Formen, bei denen Schnattern und Rollen einander die Waage halten

3a. „Normales“ Triumphgeschrei — Trg N

Jedesmal, wenn ein verpaartes ♂ einen Gegner vertrieben hat, kehrt es anschließend rollend zu seinem ♀ zurück, und dann schnattern beide Tiere. Abgesehen von den Zeitpunkten, in denen das Trg seinen Höhepunkt erreicht (z. B. in der 3. Phase der Paarbildung, S. 277 und beim Schlüpfen der Jungen S. 284), nimmt das ♂ beim Rollen keine Imponierhaltung ein. Seine Angriffe sind weniger heftig; oft begnügt es sich mit Drohbewegungen. Diese Form des Trg ist die häufigste, sie kann täglich mehrmals auftreten. Um ein ungefähres Maß für die Häufigkeit des Auftretens zu gewinnen, wurden 22 Grauganspaare je 10 Stunden lang beobachtet. Dabei wurden 238 Trg-Abläufe ausgezählt, das sind ungefähr 1 Trg/Pair und Stunde.

3b. „Klassisches“ Triumphgeschrei — Trg H nach HEINROTH

Wie schon beschrieben (S. 277), nimmt das ♂ in der dritten Phase der Paarbildung nach dem Angriff auf eine fremde Gans die Imponierhaltung ein. Das ♀ läuft dem ♂ rollend entgegen, und dann rollt und schnattert das Paar abwechselnd. Das gleiche Verhalten zeigt ein Junge führendes Paar nach einem Angriff des ♂. Dabei können die kleinen Gössel mit auf- und abwippenden Hälsen und lautem Wi-schreien in das Trg miteinfallen (S. 255). Diese Form des Trg beschreibt auch HEINROTH (S. 248). Die Tiere scheinen dabei besonders erregt zu sein; das Rollen klingt überschlagend und besonders laut, das Schnattern sehr gepreßt.

3c. Trg ohne Partner

Bei einem ♂, dessen ♀ brütete und das sich weit entfernt vom Nest am Futterplatz aufhielt, wurde beobachtet, wie es mehrmals aus seiner Umgebung fremde Gänse vertrieb und dann rollend zu dem Platz, von dem es losgerannt war, zurückkehrte und dort schnatterte.

3d. Trg ohne Gegner

Altverpaarte Tiere laufen nach einer längeren Trennung bei der Wiedervereinigung rollend aufeinander zu und schnattern anschließend gepreßt.

II. Vergleich

1. Vergleich der Formen

Jede Form des Trg, bei der das Schnattern vorherrscht und das Rollen stark zurücktritt bzw. völlig fehlt, erinnert an die ontogenetischen Vorstufen des Schnatterns, denen noch kein Rollen vorangeht und die nicht von Verhaltensweisen des Imponiergehens überlagert sind. Sofern das Rollen in diesen Formen überhaupt vorkommt, unterscheidet es sich nur quantitativ von dem Rollen, das in den Trg-Formen auftritt, in denen sich Rollen und Schnattern die Waage halten, als auch vom Rollen beim Konflikt zwischen den Partnern eines Ganterpaares. Dagegen bestehen qualitative Unterschiede gegenüber dem Nestgeschrei und dem Gruppenrollen, denen andere Laute, wie Fortgeh- und Warnlaute beigemischt sind. Das Nestgeschrei hat einen sehr kennzeichnenden Rhythmus, der durch Warn- und Fortgehlauten bedingt ist. Dieser Rhythmus fehlt dem Gruppenrollen. Während beim Nestgeschrei die Komponenten gewissermaßen in Stücke gehackt sind und die einzelnen Anteile in beliebiger Reihenfolge auftreten können, treten sie beim Gruppenrollen in einer sehr starren Folge auf. Meist beginnt es mit Warnlauten, dann folgen Distanzlaute und eigentliches Rollen, das sich alsbald mit dem anschließenden gepreßten Schnattern überlagert. Diese Überlagerung, die sich sowohl in der Mischung von Roll- und Schnattertönen auswirkt, als auch darin, daß Rolltöne in der Halshaltung des Schnatterns ausgeführt werden, kommt allein bei dieser Form des Trg vor. Wie jede andere Form des Trg endet auch das Gruppenrollen in reinem Schnattern.

Während beim Konflikt zwischen den Partnern eines Ganterpaares die Imponierhaltung ausschließlich beim Rollen auftritt, hält sie beim Nestgeschrei und beim Gruppenrollen während des gesamten Geschreies an. Besonders stark ausgeprägt ist sie zu Beginn des Gruppenrollens, wenn die Tiere die Zeremonie mit Warntönen einleiten. Haltung und Laute gleichen denen sichernder ♂♂.

Unter den Formen des Trg, bei denen sich Rollen und Schnattern die Waage halten, ist die Form des Rollens und Schnatterns im ersten Beispiel, dem typischen Trg alter Paare, durch seine geringe Intensität gekennzeichnet; beim Rollen fehlen nämlich alle Merkmale des Imponierverhaltens, das Schnattern steigert sich fast nie bis zu seiner extremen Form. Ebenso ist die Intensität des Trg beim Trg ohne Gegner und Trg ohne Partner nicht besonders stark. Im Gegensatz hierzu zeichnet sich die von HEINROTH beschriebene Form des Trg durch die ganz besonders hohe Intensität seiner beiden Anteile aus, nämlich durch die ausgeprägte Imponierhaltung beim Rollen und das intensive gepreßte Schnattern am Ende der Zeremonie, sowie durch das wiederholte Alternieren von Rollen und Schnattern.

2. Vergleich der auslösenden Situationen

Die Reizsituationen, die ein Trg mit Vorherrschen des Schnatterns auslösen, haben das eine gemeinsam, daß die vom Partner ausgehenden Reize besonders wirksam sind. Dies ist der Fall, wenn ein neuer Partner nach einem langen Appetenzverhalten aufgefunden wird, nämlich beim Schnattern des werbenden Ganters gegenüber der neuen Partnerin und beim Schnattern der Eltern gegenüber den frischgeschlüpften Jungen.

Die Reizsituation („neuer Partner“), die das Trg mit vorherrschendem Schnattern auslöst, entspricht der, in der das frischgeschlüpfte Gössel mit Wi-Lauten auf die erste Begegnung mit den Eltern antwortet. Die Auslösesituation im Falle „gemeinsamer Angriff eines Ganterpaares“, wenn das weniger aktive ♂ dem vom Angriff zurückkehrenden Stärkeren schnatternd entgegenläuft, entspricht der für den Wi-Laut mit Halsvorstrecken bei den Gösseln (S. 256).

Allen jenen Auslösesituationen hingegen, in denen Trg-Formen mit Vorherrschen des Rollens ausgelöst werden, ist gemeinsam, daß in ihnen auslösende Faktoren für mehr als eine Reaktion gegeben sind. Dies gilt auch für das werbende ♂ in der zweiten Phase der Paarbildung (S. 283).

So ist z. B. die Situation, die bei Ganterpaaren zu vorherrschendem Rollen führt, dadurch gekennzeichnet, daß jeder Partner neben Schnattern auslösenden Reizmustern auch noch solche bietet, die Kampf auslösen. Gleichstarke ♂♂ reagieren im Gegensatz zu heterosexuellen Paaren, bei denen sich das ♀ stets mehr zurückhält, gleich intensiv. Auf den Partner bezogene

Bewegungen gleicher Intensität führen aber auch sonst häufig zum Kampf. Dies gilt sowohl, wenn beide Partner gleich intensiv schnattern, als auch gleich intensive sexuelle Bewegungen ausführen. Daß es tatsächlich diese Intensitätsgleichheit der beiderseitigen Bewegungen ist, die zum Kampfe führt, wird dadurch wahrscheinlich, daß sich verschiedenen starke Partner eines Ganterpaares ebenso wenig bekämpfen wie die Gatten eines heterosexuellen Paares.

Diese Fälle scheinen mir mit allen denen vergleichbar, in denen abnormes (unerwartetes) Verhalten eines Artgenossen Angriffs-handlungen auslöst. Wie wir aus vielen Beobachtungen wissen, löst solches Verhalten die Reaktion des „Hassens“ (engl. mobbing reaction) aus. Gänse hassen nicht nur auf vorüberschleichende Füchse (Abb. 43 a), sondern auch auf jeden ungewohnten Gegenstand in bekannter Umgebung, sowie auf Artgenossen, die sich abnorm verhalten, wie z. B. auf eine Gans, die infolge Hirnblutung Manegebewegungen ausführte, auf eine andere am Angelhaken hängengebliebene, im Frühjahr auf die ersten Tretversuche von Artgenossen (HEINROTH: „Lex Heinze“ Reaktion) (Abb. 43 b), ja sogar auf das erste mit Jungen erscheinende Paar.



Abb. 43: Haßreaktionen a) Grau-, Streifen- und Kanadagänse hassen auf einen Mungo, b) Graugänse hassen auf die erste Kopulation von Artgenossen im Frühjahr

Das Nestgeschrei wird durch das Zusammentreffen von zwei Reizsituationen ausgelöst, die sich widersprechende Reaktionen verursachen würden, nämlich dadurch, daß das ♀ einerseits an das Nest gebunden ist, andererseits durch sich nähernde Artgenossen stark beunruhigt wird.

Wie aus der quantitativen Analyse hervorgeht, kann sich das ♀ verschieden verhalten, nachdem es vom Nest geworfen wurde.

1. Das ♀ schwimmt sofort wieder auf ihr Nest zurück. Das Nestgeschrei tritt nicht in seiner charakteristischen Form auf, Stimmföhlungs-laute herrschen vor. Aus dem Verhalten des ♀ ist zu schließen, daß der Bruttrieb bzw. die Bindung an das Nest überwiegt (Abb. 41 a).
2. Das ♀ schwimmt sofort weg und kehrt erst sehr viel später wieder auf das Nest zurück. Das Nestgeschrei tritt nicht in seiner charakteristischen Form auf, Fortgehlaute herrschen vor. Aus dem Verhalten des ♀ ist zu schließen, daß der Fluchttrieb vorherrscht (Abb. 41 b).
3. Das ♀ schwimmt vor dem Nest auf und ab, es nimmt Imponierhaltung ein und führt Angriffe aus. Das Nestgeschrei tritt in seiner charakteristischen Form auf, dabei treten Stimmföhlungs- und Fortgehlaute etwa gleich häufig auf wie Distanz- und Warnlaute. Aus dem Verhalten ist zu schließen, daß sich Bruttrieb (bzw. Bindung ans Nest) und Fluchttrieb etwa die Waage halten (Abb. 41 c).

Die Besonderheit der das Gruppenrollen auslösenden Situation liegt in der durch das Zusammenhalten der herbstlichen Wanderschar bedingten großen Nähe vieler Artgenossen, sowohl von Trg-Partnern wie von fremden. Die gleichzeitige Nähe von Partnern und Gegnern löst (S. 288) die gemeinsamen von Rollen begleiteten Drohbewegungen aus, denn die rollend vorstößende Gans entfernt sich nicht von den Schnatterpartnern, die ja mit ihr vorstoßen. Die das Rollen auslösende Reizsituation ist solange wirksam, bis die Auseinandersetzung zwischen

den Gruppen beendet ist. Von da ab wirkt die das Schnattern auslösende Situation allein weiter. Die Gemeinschaftsangriffe werden übrigens von einer ähnlichen Situation ausgelöst wie die von im Familienverband angreifenden Gösseln (S. 261 und 263).

Die spezielle Reizsituation, die das Rollen bzw. solche Trg-Formen auslöst, in denen es vorherrscht, gleicht in wesentlichen Punkten derjenigen, die bei vielen anderen Tieren Imponierverhalten bzw. Drohverhalten hervorruft.

Alle Angriffsbewegungen, die eine starke Beimischung des Imponierverhaltens zeigen, treten in Situationen auf, die 1. durch eine starke Bindung der Gans an ihren Partner und 2. durch eine Bedrohung durch Artgenossen gekennzeichnet sind. Die Stellungen i, j aus Abb. 20 treten z. B. sehr häufig bei junggeführten ♂♂ auf, die stark an ihre schutzbedürftigen Jungen gebunden und stets durch Nichtbrüter bedroht sind.

Das Imponierverhalten vor (Koggenhaltung, Abb. 25) und nach einer Kopulation (Kopulationsnachspiel, Abb. 15d) ist um so stärker ausgeprägt, je weniger sich die beiden Tiere kennen. Wenn im Extremfall fremde Tiere miteinander kopulieren, bedingt der Sexualtrieb eine Annäherung, die die sonst übliche Distanz zwischen fremden Tieren überschreitet. Hier ist die Situation gekennzeichnet: 1. durch die sexuelle Anziehung an ein Tier und 2. durch Bedrohung, die in diesem Fall durch dasselbe Tier bewirkt wird.

Ein Tier, das durch einen starken Gegner in die Ecke getrieben wird bzw. nicht mehr weiter fliehen kann, nimmt eine ausgeprägte Imponierhaltung ein, dann greift es plötzlich den näherkommenden Gegner sehr heftig an. Dieser Angriff ist auch am Anfang oft noch von starkem Imponierverhalten¹¹⁾ begleitet. Er zeichnet sich durch besondere Heftigkeit und Plötzlichkeit aus. Ausgelöst wird der Kampf dadurch, daß bei einem Tier, das an der Fluchtreaktion gehindert ist, die „kritische Distanz“ unterschritten wird und sein Fluchtverhalten plötzlich in Angriffsverhalten umschlägt. Auf Grund dieses plötzlichen Umschlages prägte HEDIGER die Ausdrücke „kritische Distanz“ und „kritischer Angriff“.

Die Bindung an einen bestimmten Platz kann noch durch andere Faktoren bewirkt werden: eine sehr hungrige, rangtiefe Gans z. B. nahm, als eine ranghohe Gans ebenfalls zur Futterschüssel kam, eine ausgeprägte Imponierhaltung¹²⁾ ein und griff dann sehr plötzlich und heftig die Gans an, der sie vorher stets ausgewichen war. Hier bestand gleichzeitig eine durch großen Hunger bedingte Bindung an die Futterschüssel und eine Bedrohung durch den ranghohen Artgenossen.

Alle diese Situationen gleichen denen, die Rollen auslösen: die Gans wird an einem bestimmten Platz festgehalten und gleichzeitig stark bedroht. Beim Rollen wird die Gans stets durch die Bindung an den Partner an einem bestimmten Platz festgehalten, beim Imponier- bzw. Drohverhalten und bei der „kritischen Reaktion“ spielen andere Ursachen mit. Dies soll im Kapitel 4 diskutiert werden.

Es sind recht verschiedene Reizsituationen, die zu einem Trg führen, in denen beide Teile, das Rollen wie das Schnattern, einander die Waage halten. Beim normalen Trg sind die auslösenden Situationen für beide Bestandteile des Trg gleich und zwar gleich schwach wirksam. Die Bezugnahme auf den Partner steht bei altverpaarten Tieren nicht so sehr im Vordergrund wie bei der Paarbildung oder bei der Nestverteidigung oder der ersten Bezugnahme auf die Jungen. Außerdem aktivieren die Gegner, die das ♂ angreift, den Fluchttrieb nicht mehr so stark wie z. B. in der zweiten Phase der Paarbildung, denn seine Rangordnung steht längst fest, und es greift daher nur schwächere oder höchstens gleichstarke Tiere an.

Auch bei der „klassischen Form“ des Trg halten sich die das Rollen und die das Schnattern auslösenden Reizkombinationen die Waage, nur sind hier beide besonders stark wirksam. Die extrem starke Bindung an die neu erworbene Partnerin und ebenso an die kleinen Jungen zwingt das ♂ zu wahren Verzweiflungsangriffen, selbst auf einen überlegenen Gegner, wodurch er stärksten fluchtauslösenden Reizen ausgesetzt ist. In diesen beiden Formen des Trg ist also das Gleichgewicht zwischen Rollen und Schnattern durch das Gleichgewicht der Außenreize bedingt.

Merkwürdigerweise kann nun aber unter bestimmten Umständen die ganze Bewegungsfolge von Rollen und Schnattern durch Situationen ausgelöst werden, in denen nach allem, was wir eben über die Auslösung des Rollens einerseits und die des Schnatterns andererseits erfahren haben, nur eines von beiden zu erwarten wäre. Es fehlen ja beim Trg ohne Partner (S. 289) die das Schnattern auslösenden Reizkombinationen, beim Trg ohne Gegner die das Rollen auslösenden (S. 290).

¹¹⁾ und ¹²⁾ siehe Fußnote S. 287.

3. Vergleich der zeitlich korrelierten Verhaltensweisen

Alle hier besprochenen Formen des Trg enden mit Schnattern, und darauf folgt der weitere Zusammenhalt der Partner. Dies gilt schon für die Entstehung der Bindung sowohl bei der Paarbildung als auch der Familienbildung nach dem Schlüpfen der Jungen. Die Intensität des Schnatterns erlaubt Voraussagen über die Stärke des Zusammenhaltes. Je häufiger und intensiver die neuen Partner bei der ersten Bezugnahme miteinander schnattern, um so schneller entwickelt sich die Partnerschaft und um so fester wird sie. Wenn die Eltern auf ihre Jungen nicht mit einer hohen Schnatterintensität ansprechen, so stellt sich später regelmäßig heraus, daß sie schlecht führen: der Vater verteidigt sie wenig und die Mutter hudert nicht genügend. Die Gössel solcher Paare gehen oft verloren, werden von anderen Gänsen getötet, oder kommen durch die Unbilden des Wetters um.

Wie beim Rollen des gerade verpaarten ♂ (S. 276) tritt auch in den Trg-Formen, in denen das Rollen vorherrscht, gleichzeitig mit diesem Imponierverhalten auf. Beim Konflikt zwischen den Partnern eines Gantepaares (S. 285), und beim Nestgeschrei (S. 286), geht das Rollen sehr häufig in Fluchtverhalten oder sehr heftige Angriffshandlungen über, ehe es in Schnattern endet. In den seltenen Fällen, in denen es nicht zum Schnattern kommt, ist auch der Zusammenhalt der Partner unterbrochen — und zwar für immer.

Beim Gruppenrollen folgen tätliche Angriffe seltener als bei anderen Formen des Trg, in denen vorherrschend gerollt wird. Meistens beschränkt sich der Gemeinschaftsangriff auf Drohgesten. Auch die zeitliche Korrelation des Rollens zum Schnattern hat hier, wie erwähnt, die Besonderheit, daß beide Verhaltensweisen nicht wie sonst in scharfer zeitlicher Trennung aufeinanderfolgen, sondern in längerer Periode durch Überlagerung allmählich ineinander übergehen. Das Schnattern am Ende ist besonders intensiv.

III. Zusammenfassung und Folgerungen

Wie aus dem Vergleich ersichtlich, sind Intensität und Häufigkeit des Schnatterns mit der Enge der Beziehungen zum Partner positiv korreliert. Darin gleicht es völlig dem Wi-Laut mit Halsvorstrecken, aus dem es sich entwickelt hat. Wie aus den Abschnitten „zeitlich korrelierte Verhaltensweisen“ bekannt, vertritt bei niederer Erregung der Stimmföhlungs-laut das Schnattern und ist mit ihm durch eine Reihe von Übergängen verbunden. Die Gründe, beide als Intensitätsstufen desselben Satzes von Instinktbewegungen aufzufassen, werden später im Abschnitt über die Motivation diskutiert.

Alle Beispiele von Trg, in denen Rollen vorherrscht, bestätigen, wie schon (S. 284) vermutet wurde, daß das Rollen eine mischmotivierte Verhaltensweise ist, da es:

1. formal sowohl Bewegungsanteile von Flucht- (Distanz- und Warnlaut, Sicherhaltung) als auch vom Bindungsverhalten (Stimmföhlungs- und Schnatterlaute) enthält;

2. in Situationen ausgelöst wird, welche gleichzeitig Reizkombinationen bieten, die einerseits das Schnattern und zusätzlich entweder Verhaltensweisen der Sexualität, der Brutpflege oder des anonymen Scharzusammenhaltes und andererseits solche der Flucht auslösen;

3. zeitlich mit verschiedenen anderen Verhaltensweisen, wie solchen der Flucht, des Angriffs, Schnattern, Imponierverhalten und anderen korreliert ist.

Alle drei Punkte führen zu dem Schluß, daß das Rollen von mehreren Motivationen bewirkt wird. Wie einige davon aufeinander einwirken und welche Beziehungen zwischen dem Rollen und dem Imponierverhalten und der kritischen Reaktion bestehen, soll im nächsten Kapitel diskutiert werden.

Am besten analysierbar ist die Vielfältigkeit des Rollens am Nestgeschrei. Hier ist die auslösende Reizsituation konstant, und deshalb sind die verschiedenen Reaktionen des Tieres sicher auf eine innere Bereitschaft zurückzuführen.

Das Gruppenrollen unterscheidet sich von den anderen Formen, in denen das Rollen vorherrscht, durch die starre zeitliche Abfolge seiner einzelnen Be-

standteile. In dieser Konstanz stimmt es mit den Formen, in denen sich Rollen und Schnattern die Waage halten, und zwar mit dem typischen und dem klassischen Trg überein. Es unterscheidet sich jedoch von ihnen durch seine besondere zeitliche Abfolge. Während in den ersten beiden Formen stets eine Pause zwischen Rollen und Schnattern auftritt, fällt diese beim Gruppenrollen weg, und an ihre Stelle tritt die Überlagerung von Rollen und Schnattern. Die Starrheit des zeitlichen Ablaufs deutet auf eine Eigenmotivation dieser Formen hin. Für diese Hypothese spricht der starre Ablauf der Trg-Formen, in denen sich Rollen und Schnattern die Waage halten, obgleich in der auslösenden Reizsituation jeweils eine der beiden Hauptkomponenten fehlt (Trg ohne Gegner S. 290 und Trg ohne Partner S. 289). Auch das rasche Alternieren von Rollen und Schnattern im klassischen Trg (S. 289) weist darauf hin. Das Problem der Eigenmotivation soll im nächsten Kapitel diskutiert werden.

D. ABSCHLIESSENDE FOLGERUNGEN UND DISKUSSION

I. Motivation des Trg

1. Motivation des Schnatterns

Die Folgerungen, die über die Motivation des Schnatterns und seiner Vorstufen in den einzelnen Kapiteln gezogen wurden, lassen sich so zusammenfassen:

1. Das Schnattern entsteht ontogenetisch aus dem Wi-Laut mit Halsvorstrecken.
2. Zwischen Stimmföhlungs-laut und gepreßtem Schnattern — bzw. seinen ontogenetischen Vorstufen Wi-Laut ohne Halsvorstrecken und Wi-Laut mit Halsvorstrecken — gibt es Übergangsformen. Sie haben folgende Eigenschaften:
 - a) Wenn man sie allein nach ihrer formalen Ähnlichkeit anordnet, so erhält man eine einzige Reihe.
 - b) Wenn man — wie gesehen — als Kriterien für die Intensität einer Verhaltensweise die Lautstärke der sie begleitenden Töne, die Länge der Tonfolge, ferner die Amplitude und Ausgeprägtheit der Bewegung wählt, so stellt man fest, daß die Intensität des Schnatterns in der eben aufgestellten Ähnlichkeitsreihe zunimmt, und zwar vom Stimmföhlungs-laut bis zum gepreßten Schnattern.
 - c) Wenn man die Auslösesituationen nach einem stetig variierenden Merkmal in einer Reihe anordnet — z. B. nach der Intensität der gleichzeitig auftretenden Verhaltensweisen des Partners — und die in dieser Reihe variierende Größe als Stärke der Reizsituation bezeichnet (wobei in diesem Fall die Stärke der Reizsituation durch die Intensität des Partnerverhaltens gemessen wird), so ergibt sich eine positive Korrelation zwischen der Intensität des Schnatterns und der es jeweils auslösenden Reizsituation.

Zur Erklärung dieses Zusammenhanges genügt es offensichtlich anzunehmen, daß die Stärke der Reizsituation die Quantität einer einzigen Größe steuert, die ihrerseits wiederum die Intensität der Verhaltensweise bestimmt. Die oben beschriebene Korrelation ist jedoch nicht streng: Reizsituationen verschiedener Stärke rufen manchmal dieselbe Intensitätsstufe der Verhaltensweise hervor, und umgekehrt löst dieselbe Reizsituation Verhaltensweisen verschiedener Intensität aus. Im Grenzfall kann die Verhaltensweise sogar ohne die adäquate Reizsituation auftreten.

Zu der Zeit, in der eine Reizsituation ein Schnattern stärkerer Intensität auslöst als ihr normalerweise zugeordnet ist, wird regelmäßig folgendes festgestellt:

1. Die dem Schnattern auch sonst zeitlich korrelierten Verhaltensweisen treten besonders häufig und intensiv auf; Verhaltensweisen, die die Ausführung des Schnatterns verhindern würden, treten besonders selten auf.
2. Auch die anderen Intensitätsstufen des Schnatterns werden zu dieser Zeit durch schwächere Reizsituationen ausgelöst als ihnen normalerweise zugeordnet sind. Die geringsten Intensitätsstufen des Stimmföhlungslautes treten dann im Leerlauf auf.
3. Häufig ist das Schnattern lange Zeit nicht ausgelöst worden.

Für die Zeit, in der eine starke Reizsituation ein Schnattern geringer Intensität auslöst, gilt entsprechend umgekehrtes:

1. Die dem Schnattern auch sonst zeitlich korrelierten Verhaltensweisen treten selten auf und sind schwach ausgebildet. Verhaltensweisen, die die Ausführung des Schnatterns behindern, treten sehr häufig auf und sind stark ausgebildet.
2. Auch die anderen Intensitätsstufen des Schnatterns werden durch stärkere Reizsituationen ausgelöst als ihnen normalerweise zugeordnet sind. Schnattern höherer Intensität wird zu dieser Zeit nicht mehr ausgelöst.
3. Meist ist das Schnattern dann häufig ausgelöst worden.

Die Abweichungen von der strengen Korrelation zwischen der Stärke der Reizsituation und der Intensität des Schnatterns sind also nicht rein zufällig. Die Korrelation wird wieder strenger, wenn man annimmt, daß die Art der Reiz-Reaktions-Beziehung von einem Faktor bestimmt wird, der seinerseits von der Reizsituation u n a b h ä n g i g und durch folgende Merkmale charakterisiert ist:

1. Mit zunehmender Stärke fördert er die das Schnattern normalerweise begleitenden Verhaltensweisen und hemmt die es hindernden.
2. Mit zunehmender Stärke verschiebt er die Reiz-Reaktions-Beziehung zu höheren Intensitätsstufen des Schnatterns.
3. Seine Stärke wächst mit der Länge des Intervalls, in der das Schnattern ausgelöst wurde, oder anders ausgedrückt, die Ausführung der Verhaltensweise hat eine negative Rückwirkung auf die Stärke des Faktors.

Dieser Faktor hat also die Eigenschaften, die nach LORENZ (1937) für die Antriebsquelle einer Instinktbewegung — bzw. eines „Satzes von Instinktbewegungen“ — charakteristisch sind.

Eine Antriebsquelle dieser Art wird Drang, innere Bereitschaft, Erregungsqualität, oder, wie in dieser Arbeit (S. 248) M o t i v a t i o n genannt.

Die Analyse nach der Methode von TINBERGEN ergab, daß die Motivation des Schnatterns u n a b h ä n g i g ist von anderen Motivationen. Dies wurde besonders für die Motivationen der Sexualität und der Aggression geprüft. Mögliche Einwände wurden entkräftet (S. 267). Damit ist LORENZ' Hypothese, das Trg der Graugans sei u. a. vom Aggressionstrieb und vom Sexualtrieb bestimmt, für seinen einen Bestandteil, das Schnattern, widerlegt. Über die phylogenetische Ableitung dieser Verhaltensweise ist damit natürlich nichts ausgesagt.

Die Formenreihe Stimmföhlungs laut — gepreßtes Schnattern besitzt also eine eigene, von allen anderen das Verhalten der Graugans steuernden Antriebsquellen unabhängige Motivation. Es ist deshalb zu vermuten, daß ihr auch ein

eigener Trieb zugrunde liegt. Diese Frage entscheidet sich nach der in der Einleitung gegebenen Definition an dem Kriterium, ob die Formenreihe ein eigenes Appetenzverhalten aufweist:

In allen Fällen, in denen die Gans keinen Partner hat oder der Kontakt zum Partner zeitweise unterbrochen ist, tritt Suchverhalten auf, das durch Umherlaufen und, entsprechend dem Alter der Gänse, durch Wein- oder Distanzlaute (S. 256) oder durch bestimmte Stellungen, wie Duckmäuserhaltung und Winkelhals (S. 273) gekennzeichnet ist.

Dieses Suchverhalten tritt nur in den obengenannten Situationen auf und hört auf, sobald die Gans ihren Partner wiedertrifft, bzw. einen neuen gefunden hat und mit ihm schnattert. Daraus ist zu schließen, daß diesem Suchverhalten eine Appetenz nach Schnattern, der Antwort des Partners, nach dem Zusammensein mit dem Partner oder nach einer Kombination dieser drei Endhandlungen bzw. -situationen zugrunde liegt.

Wie ausgeführt, tritt das Appetenzverhalten manchmal nicht auf. Es ist dabei nicht zu unterscheiden, ob es sich um eine Abadressur der Verhaltensweisen oder um eine Atrophie des unterliegenden Mechanismus handelt.

Wie stark die Appetenz nach Schnattern oder nach dem Zusammensein mit dem Partner ist, geht daraus hervor:

1. daß es sehr viele verschiedene Arten von Appetenzverhalten gibt, je nach Alter und Situation, in der sich die Gans befindet (S. 257; S. 273),
2. daß die Tiere alle anderen Tätigkeiten vernachlässigen und nur noch nach dem Partner suchen (S. 257; S. 274),
3. wie sehr die Gänse geschädigt werden, wenn sie nach dem Ausstoß aus dem Familienverband nicht bald einen Partner finden (S. 274). Dies tritt besonders stark bei den KH-Gösseln zutage, bei denen immer wieder Perioden auftreten, in denen sie laut weinend umherlaufen, weder fressen, noch baden, noch sich putzen.

Das Suchverhalten weist also alle Merkmale auf, die nach CRAIG (1918), LORENZ (1935) und BAERENDS (1955) eine Appetenz kennzeichnen.

Alle diese Ergebnisse zwingen zu der Folgerung, daß Schnattern und Zusammenhalten mit dem Partner von einem eigenen Trieb aktiviert werden, für den ich den Ausdruck *Bindungstrieb* vorschlagen möchte. Die naheliegende Bezeichnung Sozialtrieb ist wohl besser zu vermeiden, weil sich die individuelle Bindung vom übrigen sozialen Verhalten klar unterscheidet. Eine Bindung steht im Gegensatz zu jener Art von Vergesellschaftung, die nicht individuelles Kennenlernen zur Voraussetzung hat und die man nach KRAMER (1950) die „anonyme Schar“ nennt¹³⁾.

TINBERGEN (1952) hielt die Annahme eines eigenen Sozialtriebes für ungerechtfertigt. Das erklärt sich u. a. wohl daraus, daß in dem ihm zugrundeliegenden Belegmaterial zwischen Bindungs- und Schwarmverhalten nicht genügend unterschieden wurde.

Die Frage, ob das Schnattern oder die Antwort des Partners oder das Zusammensein mit dem Partner die zielbildende Endhandlung bzw. die zielbildende Endsituation sei, wurde in dieser Arbeit nicht geklärt. Wie aus S. 257 und S. 284 hervorgeht, hat die Antwort des Partners einen wesentlichen positiven Einfluß auf das Schnattern. Bleibt sie aus (S. 259), wie

¹³⁾ Unter diesem Scharverhalten ist nicht eine durch ein bestimmtes Objekt ausgelöste Ansammlung von Tieren zu verstehen.

z. B. bei den Ersatzobjekten beim Kaspar-Hauser-Tier, so bleibt er mit diesen auch nicht zusammen. Man kann dabei allerdings nicht entscheiden, ob dieses Nichtzusammenbleiben durch mangelnde Antwort oder durch Ausfall anderer Reaktionen bewirkt wird.

Umgekehrt hat jahrelanges Zusammensein von Ehepartnern zur Folge, daß die Tiere weniger miteinander schnattern. So antwortet z. B. ein altverpaartes ♀ auf den nach einer Abwesenheit schnatternd zu ihr zurückkehrenden Partner oft gar nicht oder nur mit Stimmföhlungs-lauten. In diesen Fällen hat das Zusammensein einen negativen Einfluß auf die Intensität des Schnatterns.

2. Motivation des Rollens

Während Schnattern und Zusammenhalten einem einzigen Trieb entspringen, ist der andere Bestandteil des Trg — das Rollen — eine Verhaltensweise, die wie (S. 293) gezeigt von mehreren Motivationen bewirkt wird: dem Rollen — das sei hier vorweggenommen — liegt ein Konflikt zugrunde, der dadurch entsteht, daß der Bindungstrieb und zusätzlich noch andere Triebe, wie Sexual- oder Brutpflegetrieb oder Verhaltensweisen des Scharzusammenhaltes, den Fluchttrieb blockieren. Ich setze diese Triebe hier als gegebene einheitliche Faktoren ein, obgleich die Berechtigung dazu im einzelnen erst nachgewiesen werden müßte. Hier soll lediglich gezeigt werden, welche Motivationen mindestens am Zustandekommen des Rollens beteiligt sein müssen, und wie sie sich gegenseitig beeinflussen.

Schon bei naiver Beobachtung erscheint das Rollen durch Bewegungselemente wie „sich Größermachen“, „sich Aufrichten“, Gefiedersträuben und die Lautstärke der Stimme dem Imponierverhalten verwandt. Wie aus dem Vergleich hervorgeht, haben auch die Situationen, die Rollen auslösen, große Ähnlichkeit mit solchen, die Imponierbewegungen auslösen, und außerdem treten zeitlich korreliert mit dem Rollen u. a. häufig Imponierbewegungen auf, besonders dann, wenn das Rollen stark ausgeprägt ist.

MORRIS (1956) führt sehr plausible Gründe dafür an, daß Imponierbewegungen aus vegetativen Reaktionen in Blockierungssituationen entstanden seien. Ferner ist bekannt für viele Arten (TINBERGEN 1960), daß Imponierbewegungen sehr häufig in Konfliktsituationen auftreten. In den meisten Fällen, in denen bei Gänsen Verhaltensweisen des Imponierens auftreten, läßt sich stets ein Konflikt nachweisen, der dadurch entsteht, daß der Fluchttrieb durch einen anderen Trieb blockiert wird.

Imponierbewegungen ohne Rollen treten bei der Graugans in folgenden Situationen auf (S. 292):

1. bei der Kopulation, besonders einander fremder Tiere,
2. bei der hungrigen Gans, die am Futtertrog bedroht wird,
3. bei Drohbewegungen gegen einen starken Gegner.

In allen drei Fällen ist sowohl der Fluchttrieb aktiviert als auch gleichzeitig gehemmt. Der Bindungstrieb ist jedoch an diesem Konflikt nicht beteiligt.

Imponierbewegungen mit Rollen treten bei der Graugans in folgenden Situationen auf:

1. bei den jungen ♂♂ in der zweiten Phase der Paarbildung (S. 275),
2. bei brütenden ♀♀ (S. 287),
3. beim Konflikt zwischen beiden Partnern eines Ganterpaares (S. 286).

Alle diese Fälle entsprechen den von MORRIS (1956) aufgezählten Blockierungssituationen. Für alle wurde nachgewiesen, daß die Wirkungen des Bindungs- und des Fluchttriebes sehr stark sind, und daß die Gans außerdem durch die Aktivierung weiterer Triebe wie Sexual- oder Brutpflegetrieb daran gehindert wird zu fliehen.

Imponierverhalten ohne Rollen und Imponierverhalten mit Rollen unterscheiden sich also nur darin, daß im letzteren Fall stets der Bindungstrieb mitwirkt. Man kann das Rollen also als einen Spezialfall von Imponierverhalten auffassen. Für unsere Beweisführung ist entscheidend, daß beim Rollen stets ein Konflikt nachweisbar ist, und daß an diesem mindestens der Fluchttrieb und der Bindungstrieb als Antagonisten beteiligt sind.

In allen sehr starken Blockierungssituationen, in denen die Gänse intensiv rollen, treten außerdem sehr heftige Angriffe auf.

Dieses gemeinsame Auftreten von heftigen Angriffen und Rollen legt die Vermutung nahe, an der Auslösung des Rollens wirke außerdem notwendig aggressive Motivation mit. Gegen diese Hypothese sprechen aber folgende Tatsachen (S. 292):

1. Die heftigen Angriffe treten manchmal in Situationen auf, in denen sich keine aggressive Motivation nachweisen läßt.

2. Sie ähneln in der Heftigkeit, mit der sie ausbrechen, der „kritischen Reaktion“ bei Säugetieren; diese läßt sich durch eine Blockierung des Fluchtverhaltens ohne Annahme einer aggressiven Motivation erklären. Ebenso lassen sich die heftigen Angriffe deuten. Sie sind also nicht notwendig aggressiv motiviert.

3. Die heftigen Angriffe treten auch ohne Rollen auf. Falls das Rollen eine niedere Intensitätsstufe des Angriffsverhaltens wäre, sollte man erwarten, daß diese Angriffe stets von Rollen¹⁴⁾ begleitet wären.

Zusammengenommen sprechen diese Tatsachen dafür, daß zur Auslösung des Rollens, wie auch der heftigen Angriffe, aggressive Motivation nicht notwendig ist. Allerdings läßt sich nicht ausschließen, daß aggressive Motivation zu dem nachgewiesenen Konflikt zwischen Bindungs- und Fluchttrieb hinzutreten kann.

Es ist sehr erstaunlich, daß man zur Erklärung der heftigsten Form der Angriffe ohne die Annahme einer aggressiven Motivation auskommt. Wenn sich für diese Deutung weitere Stützen finden, ist an der Richtigkeit der Lehrmeinung zu zweifeln, daß der Aggression ein einheitlicher Trieb zugrunde liege.

3. Eigenmotivation der verschiedenen Trg-Formen

Das Rollen tritt nur in einem einzigen Fall ohne Schnattern auf, nämlich bei den zum Kampfe und anschließender Trennung führenden Konflikten zwischen den Partnern eines Ganterpaares (S. 285). Ebenso erscheint das Schnattern bei adulten Gänsen nur in einem Fall ohne Rollen, nämlich beim Trg nach kurzer Trennung (S. 285)). Die feste Verbindung zwischen Rollen und Schnattern hat sich in verschiedener Weise zu drei wohl unterscheidbaren Trg-Zeremonien formalisiert (WICKLER 1961), nämlich zum Gruppenrollen (S. 288), zum Nestgeschrei (S. 286) und zu den Trg-Formen H und N (S. 289). Die prägnante Auffälligkeit aller dieser Formen und die auf

¹⁴⁾ Das gemeinsame Auftreten von Gruppenrollen und Drohgesten wird im nächsten Abschnitt besprochen.

Artgenossen ausgeübte Signalwirkung, die vor allem beim Gruppenrollen und beim Nestgeschrei deutlich ist (S. 301), weisen auf einen Formalisierungsprozeß hin. In dieselbe Richtung deuten die Tatsachen, daß Gruppenrollen und Trg N einander übergangslos ablösen und daß beim Wi-Laut mit Halsvorstrecken der Gössel gelegentlich auch schon Komponenten des Rollens auftreten, nämlich Flügelspreizen und Auf- und Abwippen des Halses. Alle diese Tatsachen lassen vermuten, daß die Trg-Formen sich im Laufe des Formalisierungsprozesses von den Motivationen ihrer einzelnen Bestandteile relativ unabhängig gemacht und eine eigene Motivation bekommen haben. Um dies zu prüfen, sollen diese Formen auf folgende Kriterien hin untersucht werden:

1. ob sie unabhängig von den Auslösesituationen ihrer einzelnen Bestandteile auslösbar sind.
2. ob sich die Verbindung mit jenen Verhaltensweisen gelockert hat, die den einzelnen Bestandteilen in ihrer ursprünglichen Form korreliert sind.

Das Gruppenrollen tritt in Situationen auf, in denen zwar die das Rollen auslösende Situation gegeben ist, in denen aber die typische Auslösesituation für das Schnattern zunächst fehlt, da ja alle Tiere einer Gruppe dicht beieinander stehen. Allenfalls ist die Auslösesituation gegeben, die gewöhnlich den Stimmföhlungslaut hervorruft, da man annehmen kann, daß die Bedrohung durch Nachbargruppen die Wirkung des Bindungstriebes für kurze Zeit unterbricht (S. 262). Außerdem verändert sich auch die zeitliche Korrelation der an dieser Trg-Form beteiligten Verhaltensweisen: es treten nicht wie bei einem intensiven Rollen starkes Imponierverhalten und heftige Angriffe zusammen mit dem Gruppenrollen auf, sondern Drohbewegungen. Das spricht dafür, daß das Gruppenrollen eine Eigenmotivation hat.

Das Nestgeschrei zeigt zwar auch eine starke Abänderung der Form (S. 290), die sich in einer Überlagerung von Warn- und Fortgehlauten mit anderen Lauten äußert. Außerdem zeigt es eine Signalwirkung, die darin besteht, daß das ♂ auf das Nestgeschrei des ♀ hin sofort herbeieilt und die störenden Gänse angreift. Da jedoch das Nestgeschrei 1. stets in Auslösesituationen auftritt, die starke Reizkombinationen für Rollen und Schnattern enthalten und 2. die den beiden Bestandteilen zeitlich korrelierten Verhaltensweisen stark ausgeprägt sind, kann man nicht auf eine Eigenmotivation des Nestgeschreis schließen. Eine Formalisierung liegt, wie erwähnt, nur in der regelmäßigen rhythmus-bestimmenden Beimischung von Warnlauten.

Bei den Trg-Formen N und H, bei denen sich Rollen und Schnattern die Waage halten, ist die zeitliche Folge beider Verhaltensweisen in anderer Weise festgelegt. Beim Trg H (S. 289) zeigt sich eine Formalisierung in der rhythmischen Auf- und Abbewegung des Halses und in der Vermischung von Roll- und Schnattertönen. Die jeweilige auslösende Situation ruft zwar zunächst beide Bestandteile einzeln und jeden von ihnen sehr stark hervor. Bei der rhythmischen Wiederholung des Trg läuft jedoch die ganze Folge von Rollen und Schnattern weiter, obgleich die auslösenden Reize nur für letzteres vorhanden sind. In dieser Folge fehlen auch die dem Rollen zeitlich korrelierten Verhaltensweisen.

Beim Trg ohne Partner (S. 289) und beim Trg ohne Gegner (S. 290) läuft der gesamte Komplex ab, obgleich jeweils nur die auslösende Situation für einen Bestandteil gegeben ist. Dies spricht sehr stark für eine Eigenmotivation. Im Trg N (S. 289) fehlen die dem Rollen gewöhnlich zeitlich korrelierten Verhaltensweisen, jedoch sind die für das Schnattern vorhanden. Kennte man nur diese eine Form des Trg, so könnte man nicht daraus

schließen, daß der ganzen Bewegungsfolge eine eigene Motivation zugrunde liegt, zumal die auslösenden Situationen für beide Bestandteile nur schwach sind. Aus dem Vergleich mit den anderen Trg-Formen ergibt sich jedoch die Schlußfolgerung, daß auch dem Trg N eine Eigenmotivation zugrunde liegt. Wie bei anderen Verhaltensweisen, läßt der normale Ablauf wenig Rückschlüsse auf seine Verursachung zu. Für diese Eigenmotivation spricht auch die Tatsache — wie im nächsten Kapitel weiter ausgeführt wird —, daß das Trg N Signalfunktion bekommen hat.

Obgleich — wie aus dem vorangegangenen ersichtlich — den meisten Trg-Formen eine Eigenmotivation zugrunde liegt, beherrscht diese jedoch die Verhaltensweise nicht vollkommen; es wird — wie die Formen, in denen das Rollen bzw. das Schnattern vorherrschen, zeigen — noch weitgehend von den ursprünglichen Motivationen der beiden einzelnen Bestandteile beeinflusst, ganz wie dies von anderen formalisierten Bewegungsweisen, so z. B. vom Hetzen der Stockente (LORENZ 1951) bekannt ist.

Zusammenfassend sei noch einmal aufgezählt, welche Motivationen am Trg notwendig beteiligt sind:

1. der dem Schnattern unterliegende Bindungstrieb,
2. der Konflikt zwischen Bindungs- und Fluchttrieb, der das Rollen hervorruft,
3. bei allen Formen, mit Ausnahme des Nestgeschreis, eine Eigenmotivation, die für die regelmäßige Abfolge von Rollen und Schnattern verantwortlich ist.

Heute noch ist die Lehrmeinung weit verbreitet, alles soziale Verhalten sei auf die „Triebe“ der Sexualität, der Flucht und der Aggression zurückzuführen. Diese Ansicht ist für die Graugans widerlegt: Ihrem Zusammenleben liegt ein eigener Trieb zugrunde — der Bindungstrieb. Daß dies wahrscheinlich auch für andere sozial lebende Tiere — z. B. Primaten — gilt, darauf weisen bereits die Beobachtungen von CARPENTER (1952), WASHBURN und DE VORE (1961), ALTMANN (1962) und GOODALL (1963) hin.

II. Funktion des Trg

Die bisherigen Schlußfolgerungen beziehen sich allein auf die Verursachung des Trg. In diesem Abschnitt soll versucht werden, diejenigen Leistungen des untersuchten Systems herauszufinden, die wesentlich zur Erhaltung des Individuums und zur Erhaltung der Art beitragen.

Solche Fragen ließen sich streng nur dadurch lösen, daß man allein diese Verhaltensweise ausschaltete und die Wirkung auf das Überleben des Individuums und der Art zu messen oder abzuschätzen versuchte. Diese Versuchsbedingungen sind bei isoliert aufgezogenen Tieren annähernd erfüllt, denn dort ist das Trg fast vollständig ausgefallen. Im übrigen ist man auf Vergleiche von Gänsen, die sehr viel mit solchen, die sehr wenig Triumph schreien, angewiesen.

Es ist zweckmäßig, die Funktion der beiden Bestandteile des Trg, des Rollens und des Schnatterns, zunächst getrennt zu betrachten.

Der auffälligste Unterschied der Kaspar-Hauser-Tiere zu normalen Tieren besteht darin, daß sie sehr wenig Wi-Laut mit Halsvorstrecken zeigten und bis auf eine einmalige Ausnahme nicht schnatterten, und daß sie keine Bindung eingegangen sind. Daß das Fehlen der Bindung eine Folge der geringen Schnatterhäufigkeit ist, läßt sich durch Vergleich mit Normaltieren wahrscheinlich machen: Tiere, die wenig miteinander schnattern, entwickeln

nur eine schwache Bindung (S. 259 und S. 293), Tiere, die sehr häufig miteinander schnattern, entwickeln eine sehr starke Bindung (S. 257; S. 267; 283 und S. 293). Wie sehr das Fehlen der Bindung die Tiere schädigt, wissen wir aus dem Verhalten sowohl junger Gössel (S. 258), Kaspar-Hauser-Tiere (S. 260), aus dem Familienverband ausgestoßener Gänse (S. 274), als auch verpaarter Tiere, die plötzlich einen Partner verlieren. Solche Tiere fressen wenig, obwohl das Revier groß genug ist und genügend Nahrung bietet, sie fliehen häufig, verhalten sich wie kranke Tiere, bzw. sterben. Dies läßt vermuten, daß das Zusammenleben der Gänse durch einen starken Evolutionsdruck erzwungen wurde. Es muß also für die Art erhebliche Überlebensvorteile bieten. Solche lassen sich auch ohne Schwierigkeiten finden: Die Gössel werden durch die Eltern vor Raubfeinden geschützt. Ebenso schützen sich die adulten Familienmitglieder vor Raubfeinden.

Wenn, wie oben ausgeführt, das Schnattern den Zusammenhalt der Gruppe gewährleistet, so drängt sich die Frage auf, warum sich eine so komplizierte Zeremonie wie das Trg ausgebildet hat. Die Frage nach dem Überlebenswert des Rollens ist sehr viel schwerer zu beantworten.

Das Rollen wird (S. 298) durch einen Konflikt zwischen Bindungs- und Fluchttrieb ausgelöst. Sind diese Triebe sehr stark, so treten außerdem die S. 293 geschilderten heftigen Angriffe auf. Diese richten sich stets gegen Tiere, die sich in der nächsten Umgebung der Gänse befinden. Da sich aber in nächster Nähe des ♂ sein ♀ aufhält, kann man erwarten, daß es einen Schutzmechanismus gibt, der verhindert, daß das ♀ angegriffen wird, daß sich also eine als Folge der Bindung auftretende Reaktion gegen die Bindung auswirkt. Meine Hypothese ist, daß diese Aufgabe vom Rollen geleistet wird. Im vorigen Kapitel wurde ausgeführt, daß das Rollen bei einer geringeren Stärke der beiden im Konflikt befindlichen Motivationen auftritt, bei einer höheren jedoch der heftige Angriff. Für viele Motivationen gilt aber, daß die Ausführung der Instinktbewegung eine negative Rückwirkung auf die Stärke der verursachenden Motivation hat, in unserem Fall also auf eine oder beide der im Konflikt befindlichen. Starkes Rollen sollte also die Wahrscheinlichkeit des Ausbruchs eines heftigen Angriffs verhindern, der ja erst bei sehr hoher Intensität der beiden verursachenden Motivationen auftritt. Für die Richtigkeit dieser Hypothese spricht, daß beim Gruppenrollen das Rollen sehr stark überwiegt, heftige Angriffe aber nur in Ausnahmefällen auftreten und dies in einer Situation, in der die eigene wie fremde Familien auf engem Raum zusammengedrängt sind, wie es der Vogelzug erfordert.

Außerdem hat das Rollen, da es eine Spezialform des Imponierverhaltens ist, wahrscheinlich auch dieselbe Funktion wie diese, nämlich, für die „unblutige“ Erhaltung der Rangordnung zu sorgen. Dies läßt sich am Lebenslauf eines jungen ♂ sehr gut verfolgen: das junge ♂ greift während der Zeit der Paarbildung sehr heftig an, ebenso, wenn es Nestwache hält und seine Jungen verteidigt und erringt sich damit einen Platz in der Rangordnung. Später herrscht das Rollen vor und ersetzt die heftigen Angriffe. Der Arterhaltungswert der Rangordnung ist offensichtlich: sie ermöglicht, daß viele Tiere auf engem Raum zusammenleben können.

Für die formalisierten Trg-Formen lassen sich noch weitere Funktionen wahrscheinlich machen. Auch diese stehen im Dienste des Zusammenlebens. Die meisten Trg-Formen haben nämlich eine Signalwirkung: beim Nestgeschrei ruft das Rollen das ♀ zur Verteidigung herbei. Beim Gruppenrollen bewirkt

sie, daß sich das Rollen von Familie zu Familie fortpflanzt, und daß stärkere Gruppen in die Auseinandersetzung mit eingreifen, was sich in der Regel zugunsten der schwächeren Gruppe auswirkt.

Auch das Trg N und das Trg H haben Signalwirkung, die darin besteht, daß auf das Triumphgeschrei einer Familie hin andere ebenfalls Trg äußern. Dieser stimulierende Effekt sorgt dafür, daß alle Auswirkungen des Trg verstärkt werden. Sie seien hier abschließend noch einmal zusammengefaßt: Das Schnattern dient dem Zusammenhalt der Familie, das Rollen verhindert wahrscheinlich, daß Familienmitglieder angegriffen werden und trägt zur Erhaltung der Rangordnung bei.

LORENZ' Hypothese, daß es die Funktion des durch Neuorientierung des Halses entstandenen Schnatterns sei, Kämpfe zwischen den Partnern einer Familie zu verhindern, ist nur während eines rasch durchlaufenen Entwicklungsstadiums nachweisbar. Beim adulten Tier hat diese Funktion wahrscheinlich das Rollen.

Zusammenfassung

Die Motivation des Triumphgeschreis der Graugans und seiner ontogenetischen Vorstufen wurde mit der von TINBERGEN (1957) entwickelten Methode untersucht.

Ergebnisse:

Das Triumphgeschrei setzt sich hinsichtlich seiner Motivation und seiner Entwicklung aus zwei verschiedenen Bestandteilen zusammen, dem Schnattern und dem Rollen. Das Schnattern entsteht aus dem Wi-Laut mit Halsvorstrecken der Gössel. Es tritt in Intensitätsstufen auf, die vom Stimmföhlungslaut bis zum gepreßten Schnattern variieren. Die Intensität des Schnatterns wird durch die Stärke eines inneren Faktors bestimmt, der nicht nur die Merkmale einer Motivation, sondern dadurch, daß ein eigenes Appetenzverhalten auftritt, auch noch diejenigen eines Triebes aufweist. Dieser Bindungstrieb ist unabhängig von anderen Trieben und bedingt das dauernde Zusammenhalten bestimmter Individuen, beherrscht also einen erheblichen Teil des sozialen Verhaltens der Graugänse.

Das Rollen hat keine ontogenetischen Vorstufen. Es ist ein Spezialfall des Imponierverhaltens und wird dadurch motiviert, daß Bindungs- und Fluchttrieb miteinander in Konflikt stehen. Die Wirkung des Bindungstriebes wird dabei in der Regel durch mindestens eine weitere Motivation, z. B. die des Sexualtriebes oder des Brutpflegetriebes oder die Motivation des Scharzusammenhaltes, verstärkt. Obgleich in diesem Konflikt des öfteren sehr heftige Angriffe auftreten, ist aggressive Motivation an ihm nicht notwendig beteiligt.

Das Trg tritt in verschiedenen Formen auf, die durch den relativen Anteil von Rollen und Schnattern gekennzeichnet sind. Dem entsprechen die Anteile der jeweils verursachenden Motivationen, mit Ausnahme der Formen, bei denen sich Rollen und Schnattern die Waage halten; für sie läßt sich eine Eigenmotivation nachweisen. Eine Eigenmotivation konnte auch für eine Sonderform, das Gruppenrollen, sehr wahrscheinlich gemacht werden.

Zur Funktion: Das Trg trägt wesentlich zur Aufrechterhaltung der sozialen Struktur einer Grauganspopulation bei; das Schnattern dient dem Zusammenhalt der Familien, das Rollen verhindert wahrscheinlich, daß Familienmitglieder angegriffen werden und trägt zur Erhaltung der Rangordnung bei.

Summary

The motivation of the Triumph Ceremony (Triumphgeschrei) of grey-lag geese, and their ontogenetic precursors, was studied by the method of TINBERGEN (1957).

Both in motivation and in ontogeny, the triumph ceremony is a combination of two different elements, Rolling (Rollen) and Cackling (Schnattern). Cackling develops out of the Wi-Call with Neck-Stretching (Wi-Laut mit Halsvorstrecken) of the goslings. It occurs in different intensities ranging from the Contact Call (Stimmföhlungslaut) to Pressed Cackling.

The intensity is determined by an internal factor which has not only the properties of a motivation but also those of a drive, since it causes a specific appetitive behaviour. This Attachment Drive (Bindungstrieb) is independent from other drives, and it is responsible for the permanent keeping together of certain individuals. It thus controls a considerable proportion of the social behaviour in grey-lag geese.

Rolling has no ontogenetic precursors. It is a special case of display behaviour and is motivated by the occurrence of a conflict between the attachment drive and the escape drive. As a rule the effect of the attachment drive is reinforced by at least one additional motivation, derived for example from the sexual drive, the brood-care drive, or the flocking motivation. Although violent attacks often occur in this conflict situation, aggressive motivation need not be involved.

The triumph ceremony occurs in various forms characterized by differing relative proportions of rolling and cackling. These correspond to the relative roles of the two motivations. An autonomous motivation could be demonstrated for those forms in which rolling and cackling are in balance, and another could be made very probable for a special form, Group Rolling (Gruppenrollen).

The triumph ceremony plays an important role in maintaining the social structure of a grey-lag goose population. Cackling serves in keeping the family together, while rolling probably prevents attacks from occurring within the family and contributes to maintaining the rank order relationships.

Literaturverzeichnis

- ALTMANN, S. A. (1962): A Field Study of the Sociobiology of Rhesus Monkeys, *Macacca mulatta*. Annals New York, Academy of Sciences **102**, 338—435 • CARPENTER, C. R. (1958): Soziologie und Verhalten freilebender nichtmenschlicher Primaten. Handb. Zool. Berlin **8**, 1—32 • CRAIG, W. (1918): Appetites and aversions as constituents of Instincts. Biol. Bull. **34**, 91—108 • BAERENDS, G. P., R. BROUWER, H. T. J. WATERBOLK (1955): Ethological Studies on *Lebistes reticulatus* (Peters). 1. An analysis of the male courtship pattern. Behaviour **8**, 249—334 • GOODALL, J. (1963): My life among wild chimpanzees. The Journ. of the National Geographic Society, Washington **124**, Nr. 2, 274—308 • HEDIGER, H. (1934): Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. Biol. Zbl. **44**, 21—40 • HEILIGENBERG, W. (1963): Ursachen für das Auftreten von Instinktbewegungen bei einem Fisch (*Pelmatochromis subocellatus kribensis*, Boul., Cichlidae). Z. vgl. Physiol. **47**, 339—380 • HEINROTH, O. (1910): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. d. V. Intern. Ornith. Congr. Berlin, 589—702 • IERSEL, J. J. A. van, und A. C. BOL (1958): Preening of two tern species. A study of displacement activities, Behaviour **13**, 2—88 • LORENZ, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels, J. Ornith. **83**, 137—213, 289—413 • DERS. (1937): Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia biotheor. **2**, 17—50 • DERS. (1951): Über die Entstehung auslösender „Zeremonien“. Vogelwarte **16**, 9—13 • DERS. (1957): Group Processes. Trans. 4th Conf. J. Macy Foundation (ed. B. SCHAFFNER), New York • MORRIS, D. (1956): The feather postures of birds and the problem of origin of social signals. Behaviour **9**, 76—113 • SEVENSTER, P. (1961): A causal analysis of a displacement activity. (Fanning in *Gasterosteus aculeatus*, L.). Behaviour, Supplement IX. 1—170 • SCHLEIDT, W. M.

- (1964): Eine Apparatur zur Tonfrequenz-Spektografie aus Bausteinen. Tierstimmen optisch dargestellt. *Rhode und Schwarz-Mitteilungen* **18**, 155—158 • TINBERGEN, N., übersetzt von KOEHLER, O. (1952): Instinktlehre. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg • DERS. (1952): A note on the origin and evolution of threat display. *Ibis* **94** • DERS. (1959): Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae). A progress report. *Behaviour* **15**, 1—70 • DERS. (1959): Releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.* **60**, 6—51 • WASHBURN, S. L., und I. DE VORE (1961): Social Behaviour of baboons and early man. Viking Fund Publications. *Anthropology* **13**, 91—109 • WICKLER, W. (1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. *Fortschr. Zool.* **13**, 303—365.

Lebenslauf

Am 10. 1. 1929 wurde ich in Ludwigshafen am Rhein geboren. Mein Vater heißt Albert Fischer, meine Mutter Liselotte, geb. Hüsgen. Als Folge des Berufes meines Vaters, der als Ingenieur tätig war, und des Krieges wechselte unsere Familie sehr häufig den Wohnsitz. So besuchte ich Schulen in Merseburg-Saale, Berlin, Kolberg, Geislingen-Steige, Lobenstein in Thüringen, Recklinghausen und Marl in Westfalen. Dort legte ich schließlich 1949 an der Oberschule für Mädchen die Reifeprüfung ab. 1951 begann ich als Hauptfach Zoologie zu studieren und als Nebenfächer Botanik, Physiologische Chemie und Anthropologie. Ich studierte in Münster, Tübingen und München. Seit 1954 arbeite ich am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie zusammen mit meinem Lehrer Prof. Konrad Lorenz über das soziale Verhalten verschiedener Wildgansarten.

